

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Riin Magnus

**Looduslikud ja spetsiaalselt kahepaiksetele rajatud
väikeveekogud: nende omadused ja olulisus mudakonnale
(*Pelobates fuscus*), harivesilikule (*Triturus cristatus*) ning
kahepaiksete liigirikkusele**

Magistritöö

Juhendajad: Riinu Rannap

Elin Soomets

Tartu, 2017

Infoleht

Käesoleva töö eesmärgiks oli võrrelda looduslikke ja kahepaiksetele spetsiaalselt rajatud/taastatud veekogusid kahepaiksete sigmispaikadena. Neid kaht veekogutüüpi võrreldes analüüsiti kahepaiksete liigirikkust ning kahe ohustatud liigi — mudakonna (*Pelobates fuscus*) ja harivesiliku (*Triturus cristatus*) — sigimispaiga eelistusi. Töös ei leitud, et mudakonn eelistaks üht veekogu tüüpi teisele. Harivesilik eelistas rajatud/taastatud veekogusid looduslikele veekogudele, samuti oli kahepaiksete liigirikkus rajatud/taastatud veekogudes kõrgem. Harivesiliku rajatud/taastatud veekogude eelistamise põhjust uurimusest ei selgunud, kahepaiksete suurem liigirikkus rajatud veekogudes oli aga seotud nende veekogude suurema avatusega päiksele ning soiste alade vähesusega veekogude ümbruses. Haruldastele kahepaiksetele sigimispaikade rajamine on end seega ära tasunud, kuigi looduslikud väikeveekogud on endiselt olulised sigimispaigad enamlevinud liikidele.

Märksõnad: mudakonn (*Pelobates fuscus*), harivesilik (*Triturus cristatus*), kahepaiksete liigirikkus, sigimisveekogu omadused, sigimispaiga valik

The current study aims at comparing the suitability of two waterbody types for amphibians' breeding: natural ponds and ponds specially constructed or restored for threatened amphibians. The amphibian species richness and the breeding preferences of two threatened species — common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) and great crested newt (*Triturus cristatus*) — were studied in these two types of ponds. The type of the waterbody was of no significance for the breeding of spadefoot toad. It was established that the great crested newt preferred to breed in specially constructed ponds. Also the species diversity of the constructed ponds was higher due to the preferences of the threatened amphibians. The higher species diversity of the constructed ponds was related to their sun exposure, but also to their location in more suitable landscapes (less boggy areas around them). The construction of special ponds has benefitted the rare amphibians, but natural waterbodies are still important breeding places for common species.

Keywords: spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), great crested newt (*Triturus cristatus*), breeding place choice of amphibians, amphibian species diversity

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Kirjanduse ülevaade.....	7
1.1. Eri tüüpi väikeveekogud kahepaiksete sigimispaidena.....	7
1.2. Mudakonna ja harivesiliku sigimispaidga eelistused.....	9
1.3. Kahepaiksete liigirikkust määravad tegurid	12
1.4. Veekogu vanus kui kahepaiksete sigimist mõjutav tegur	13
2. Materjal ja metoodika	15
2.1. Valimi koostamine.....	15
2.2. Andmete kogumine.....	17
2.3. Andmeanalüüs	18
3. Tulemused	21
3.1. Looduslikud ja taastatud/rajatud veekogud	21
3.2. Mudakonna ja harivesiliku sigimist mõjutavad tunnused.....	25
3.3. Kahepaiksete liigirikkust mõjutavad tunnused	32
3.4. Väikeveekogu vanus	35
4. Arutelu	36
4.1. Looduslikud ja spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogud kahepaiksete sigimispaidena ...	36
4.2. Mudakonna nõuded sigimispaidale	37
4.3. Harivesiliku nõuded sigimispaidale.....	40
4.4. Kahepaiksete liigirikkust mõjutavad veekogu ja maastiku tunnused	41
4.5. Veekogude vanus kahepaiksete sigimist mõjutava tegurina.....	43
4.6. Kaitsekorralduslikud järeldused	43
Kokkuvõte	46
Summary.....	49
Tänuavaldused	52
Kasutatud kirjandus	53

Sissejuhatus

Rahvusvahelise Looduskaitseliidu punase nimestiku kriteeriumide kohaselt on 32,5 % kahepaiksete liikidest globaalselt ohustatud, neist 7,4% on seejuures kriitiliselt ohustatud (Stuart et al. 2004). Kahepaiksete olukord on märgatavalt halvenenud just viimase 50 aasta jooksul ning seda seostatakse paljude inimtegevusest tulenevate häiringutega (Semlitsch 2000; Beebe & Griffiths 2005). Lisaks patogeenidele (Olson et al. 2013), kliimamuutusele, otsesele hävitamisele ja võõrliikide mõjule (Bellard et al. 2016) loetakse olulisemaks kahepaiksete liigilise mitmekesisuse vähenemise põhjuseks kvaliteetsete elu- ja sigimispaiade kadumist (Ficetola et al. 2015). 20. sajandi jooksul on Euroopa riikides hävinud ligi pooled väikeveekogud, mõnel juhul ulatub nende osakaal isegi 90 %-ni (Hull 1997). Ka Eestis on kahepaiksete elupaikade, sh väikeveekogude seisund 20. sajandi jooksul halvenenud, seda nii maakasutuse muutuste, põllumajanduse intensiivistumise, maaparanduse kui ka avamaastike metsastamise ja metsastumise tagajärjel (Rannap et al. 2007, Suislepp et al. 2011, Rannap et al. 2015, Remm et al. 2015). Sellega on kaasnenumitmete kahepaikseliikide arvukuse langus ja levila ahenemine (nt kõre (*Bufo calamita*), rohe-kärnkonn (*Bufo viridis*), mudakonn (*Pelobates fuscus*), harivesilik (*Triturus cristatus*).

Leevendamiseks kahepaiksete elu- ja sigimispaiade kadumist, on mitmel pool maailmas hävinud elupaiku taastatud või nende asemele uusi rajatud. Sageli pole selle tegevusega aga edu saavutatud, seda just ohustatud liike silmas pidades. Ebaõnnestumise põhjusteks võivad olla nii vead taastamistöode planeerimisel (nt taastatava elupaigalaigu väiksus), liikide elupaigavajadusega mitte arvestamine (Petranka et al. 2007), taastatud veekogude kaladega asustamine (Bruni et al. 2016) või ka sobiva maismaaelupaiga puudumine (Porej & Hetherington 2005; Pellitteri-Rosa et al. 2008). Samas on ka õnnestumisi, mille tulemusel on kahepaiksete metapopulatsioonid laienenud või liikide arvukus suurenenud (Rannap et al. 2009a; Schmidt et al. 2015).

Eestis on aastatel 2004-2014 taastatud või rajatud üle 400 väikeveekogu, eesmärgiga parandada kahepaiksete, peamiselt ohustatud liikide, mudakonna ja harivesiliku, sigimistingimusi. Erinevalt mitmetest Lääne-Euroopa riikidest on Eestis säilinud ka looduslikud väikeveekogud, milles kahepaiksed sh mitmed ohustatud liigid sigida saavad.

Väikeveekogudeks loetakse 1 m²–2 ha suurused alalised või ajutised veekogud (Rouen 2001), mille hulka kuuluvad Eestis nii kobrete üle ujutatud alad, sadeveetoitelised pinnalohud ja nõod kui ka ajutised karstiveekogud. Kuna looduslikud väikeveekogud on paljudes Lääne-Euroopa riikides hävinud, siis on kahepaiksete elu- ja sigimispaiade uuringud keskendunud valdavalt inimese rajatud veekogudele (nt Beebee 1977; Ildos & Ancona 1994; Morand & Joly 1995; Chester & Robson 2013). Looduslikest veekogudest on kahepaiksete sigimispaiadena enim uuritud kopra tegevuse tagajärjel üleujutatud alasid ja kopratooke (Stevens et al. 2006; Cunningham et al. 2007; Vehkaoja & Nummi 2015). Seega on Eestis unikaalne võimalus võrrelda eri tüüpi looduslikke väikeveekogusid spetsiaalselt kahepaiksetele taastatud/rajatud veekogudega, et välja selgitada nende võimalikud erinevused ja sarnasused ning olulisus kahepaiksete sigimispaiadena.

Uuringud, mille keskmes on kahepaiksete sigimispaiaga valik, hõlmavad mitmeid laiemaid (kahepaiksete) elupaigavalikut puudutavaid küsimusi, sh: (1) kas kahepaiksete leviku prognoosimisel on olulisemad metapopulatsiooni puudutavad protsessid või konkreetse elupaiga tingimused (van Buskirk 2005; Schmidt & Pellet 2005); (2) kas kahepaiksete esinemist ennustavad paremini maismaa või veekogu tingimused (Denoel & Ficetola 2008; Rannap et al. 2013; Sztatecsny et al. 2014); (3) kuidas kahepaiksete elukäigutunnused ning liikidevahelised interaktsioonid mõjutavad nende sigimispaiavalikut ja -edukust (Denton & Richter 2013; Drayer & Richter 2016). Seoses taastamisökoloogia kui rakendusökoloogia ühe haru arenguga on viimastel aastakümnetel üha enam asunud uurima ka taastatud väikeveekogude sobivust kahepaikseile, võrreldes neid võimalusel referents- ja looduslike veekogudega (Rannap et al. 2009a; Kolozsary & Holgerson 2016; Kross & Richter 2016; Soomets et al. 2016).

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida looduslikke väikeveekogusid kahepaiksete potentsiaalsete sigimispaiadena ning võrrelda nende seisundit ja omadusi kahepaiksete jaoks spetsiaalselt taastatud või rajatud väikeveekogudega. Töö peamised uurimisküsimused on järgmised: 1) Kas ja kui, siis milliste omaduste poolest erinevad looduslikud väikeveekogud kahepaiksetele spetsiaalselt rajatud/taastatud veekogudest? 2) Kas kahepaiksete liigirikkus erineb looduslikes ja spetsiaalselt rajatud/taastatud veekogudes ning kui, siis millised veekogu ja seda ümbritseva maastiku tunnused seda mõjutavad? 3) Millised

on mudakonna ja harivesiliku, kui väikeveekogude taastamise sihtliikide, nõuded sigimispaiaga valikul ja kas neile nõuetele vastavad paremini taastatud/rajatud või looduslikud väikeveekogud? 4) Kas taastatud/rajatud veekogude vanus mõjutab kahepaiksete liigirikkust ning mudakonna ja harivesiliku sigimiseelistust? 5) Milline on praegu looduslike väikeveekogude looduskaitseline tähtsus ja millised looduskaitsemeetmed võiksid kaasa aidata looduslike veekogude säilimisele kahepaiksete sigimispaikadena?

1. Kirjanduse ülevaade

1.1. Eri tüüpi väikeveekogud kahepaiksete sigimispaikadena

Väikeveekogusid on määratletud erinevatest kriteeriumidest lähtuvalt. Määratlemisel võidakse lähtuda veekogu suurusest (Rouen 2001) või ka sügavusest, veevarustuse tüübist, kasutusest, geograafilisest asukohast, kujunemisest ja vee omadustest (Oertli et al. 2005). 20. sajandi alguse limnoloogilistes uuringutes on väikeveekogusid määratletud kui järvi, millel puudub sügav afootiline tsoon (kiht, kuhu valgus ei jõua) (Forel 1904). Väikeveekogud võivad olla nii inimtekkelised kui ka looduslikud (Biggs et al. 2005). Kahepaiksetele sigimiseks sobivaid väikeveekogusid võib samuti grupeerida lähtuvalt inimõju ulatusest ja tüübist: 1) looduslikud, valdava inimõjuta veekogud; 2) maastikukujunduse ja – transformatsioonide tagajärjel muutunud veekogud (nt kuivendatud metsa veekogud); 3) inimotstarbel rajatud veekogud (nt karjatiigid, golfitiigid, pargitiigid, linaleotiigid); 4) inimtegevuse leevendamiseks rajatud veekogud (rekultiveerimisprojektide raames rajatud veekogud); 5) spetsiaalselt kahepaiksetele rajatud veekogud. Käesolevas töös on keskendutud esimesele ja viimasele tüübile, kuid varasemalt on kahepaiksete liigilise mitmekesisuse ja ohtruse võrdlevaid analüüse tehtud ka kõigi eelnimetatud veekogu tüüpide vahel (vt ülevaadet Brown et al. 2012; Chester & Robson 2013).

Metauuringus, milles anti ülevaade kahepaiksetele taastatud või rajatud veekogude kasutuse uurimustest, leiti, et 37-st vaadeldud uuringust 26-s võrreldi rajatud veekogu mõne referentsalaga (Brown et al. 2012). Enamikus vaadeldud uurimustes leiti, et võrreldes referentsalaga oli rajatud veekogudes kahepaiksete mitmekesisus ning arvukus suurem või referentsalaga võrdne. Autorid seostavad seda rajatud veekogude pikema hüdroperioodi ning suurema sügavuse ja pindalaga. Isegi kui liigirikkus on rajatud veekogudes sama või suurem kui looduslikes veekogudes, on kahepaiksete liigiline koosseis ning liikidevahelised interaktsioonid sageli erinevad (Denton & Richter 2013; Kross & Richter 2016; Drayer & Richter 2016). See on seotud eelkõige liikide elukäigu ning morfoloogiliste eripäradega (Denton & Richter 2013; Drayer & Richter 2016) — pikemat arenguaega vajavad liigid

sõltuvad suurematest püsiveekogudest, samas kui kiire arenguga ja füsioloogiliste kaitsemehhanismideta liikidele on soodsamad madalamad ajutised veekogud, mis pole kiskjate arenguks ning eluks sobilikud. See võib ühtlasi tähendada, et rajatud veekogudes on vähem spetsiifilisi tingimusi vajavaid suunisliike (Kolozswary & Holgerson 2016).

Paljud senised rajatud veekogude uuringud käsitlevad leevendusmeetmete korras loodud nn asendusmärgalasid või -veekogusid ja nende mõju kahepaiksete populatsioonide elujõulisusele ning liigilisele mitmekesisusele. Kuna Ameerika Ühendriikides kehtiva Puhta vee seaduse kohaselt tuleb inimtegevuse tõttu hävitatud märgaladele rajada asendusmärgalasid, siis on mitmed leevendusmeetmete efektiivsust puudutavad uuringud läbi viidud just seal (nt Pechmann et al. 2001, Petranka et al. 2003, Kolozsvary & Holgerson 2016; Kross & Richter 2016). Varasemalt on leevendusmeetmete korras rajatud veekogude seire keskendunud eelkõige veekogude hüdroloogilisele seisundile, pinnasele ning taimestikule ning alles hilisemates uurimustes on hakatud tähelepanu pöörama ka muu eluslooduse (eelkõige kahepaiksete) seisundile (Denton & Richter 2013; Kolozsvary & Holgerson 2016). Tulemused näitavad, et asendusveekogude rajamisel ei arvestata sageli kahepaiksete jaoks oluliste veekogu omadustega. Erinevalt referentsveekogudest on asendusveekogud sageli püsiveekogud (Pechmann et al. 2001; Petranka et al. 2003; Gamble & Mitsch 2009; Denton & Richter 2013; Drayer & Richter 2016), mis on ühtlasi sügavamad (Petranka et al. 2003; Gamble & Mitsch 2009; Drayer & Richter 2016). Keeruline on tagada ka kvaliteetset veekogu ümbritsevat maismaa keskkonda (Brown et al. 2012). Samuti on mitmed liigid elupaigatuud ning jätkavad liikumist oma sünnipaika isegi kui veekogu on seal hävinud (Pechmann et al. 2011).

Varasemate uurimuste puuduseks on tihti see, et isegi kui loomastiku seisundit taastatud või rajatud veekogus hinnati, siis puudusid võrdluseks referentsalad (Porej & Hetherington 2005; Vasconcelos & Calhoun 2006). Referentsalade puudumise põhjuseks veekogude rajamise efektiivsust hindavates uurimustes on sageli tõsiasi, et sellised alad on looduses tänaseks hävinud. Looduslikest veekogudest on kahepaiksete sigimispaikadena keskendutud kopra üleujutatud aladele. Kunagi üle kogu Euroopa levinud kobras (*Castor fiber*) oli 19. sajandiks Euroopas peaaegu hävinud (Dalbeck et al. 2014). 20. sajandil Euroopasse reintrodutseeritud koprad on asunud nüüdseks mitmel pool taaslooma kahepaikseile

sobilikke veekogusid, mis maaparanduse tagajärjel on kuivendatud maastikest kadunud. Koprak kui nn „ökosüsteemi insenerid“ tagavad oma tegevusega elu-, sigimis ja/või toitumispaiga mitmetele loomarühmadele sh kahepaiksetele. Teisalt võib kobra tegevus põhjustada ka häiringuid, mis sunnib kahepaikseid sigimispaika vahetama (Petranka et al. 2004). Lõuna-Soomes tehtud uurimuses näidati, et kahepaiksete liigirikkus on kopra üleujutusosaladel suurem kui ajutistes veekogudes või tiikides, mis pole tekkinud kobra tegevuse tulemusel (Vehkaoja & Nummi 2015). Sarnase tulemuseni jõuti ka Saksamaal, kus leiti, et kahepaiksete keskmine liigirikkus ühe veekogu kohta on suurem kopra muudetud veerežiimiga aladel võrreldes inimese poolt rajatud tiikidega (nt tuletõrje veevõtu kohad, kalatiigid; Dalbeck & Weinberg 2009). Kopraalad sobivad kahepaiksetele eelkõige oma heterogeensuse tõttu ning kopra poolt mõjutatud veekogude eelis kopra mõjuta veekogude ees on nende kõrgem veetemperatuur, rikkalikum taimestik ning suurem madala vee osakaal (Vehkaoja & Nummi 2015). Kahepaiksete populatsioonide elujõulisuse seisukohast võib määrav olla ka kopraveekogu vanus (Stevens et al. 2006; Dalbeck et al. 2014). On näidatud, et vanemates veekogudes on *Rana sylvatica* populatsioonid suuremad seoses hävinud kaldataimestiku ning sellest johtuva soojema veetemperatuuri ning kõrgema hapnikusisaldusega, mis tõstab kulleste arengukiirust ning kasvumäära (Stevens et al. 2006). Kopratiigid on lisaks olulised ka kahepaiksete noorjarkude levimise seisukohast (Stevens et al. 2007).

1.2. Mudakonna ja harivesiliku sigimispaiga eelistused

Kuna Eestis on kahepaiksete sigimisveekogusid rajatud eelkõige ohustatud kahepaiksete (mudakonn ja harivesilik) populatsioonide seisundi parandamiseks, on käesolevas töös eraldi keskendutud nende liikide elu- ja sigimispaiga omadustele. Nii mudakonn kui harivesilik on Eestis II kaitsekategooria liigid ja kuuluvad EL *Loodusdirektiivi* IV lisasse. Ühe liigi tarbeks rajatud veekogud aitavad sageli ka teisel liigil paremini hakkama saada (Rannap & Briggs 2006), kuid siiski on vaja teada konkreetseid tegureid, mis ühe või teise liigi sigimispaiga eelistusi mõjutavad. Mõlema liigi elupaigavajaduste kohta on mitmeid uurimusi, milles on leitud, et nende liikide elupaiganõudlus varieerub geograafiliselt (Rannap et al. 2012;

Rannap et al. 2013; Miró et al. 2017). Ka sama piirkonna eri aastate ilmastikutingimused võivad tingida vajaduse mitmekesiste elu- ja sigimispaiade järele. Eri paikades võivad sigimisel määravaks osutuvad faktorid erineda sõltuvalt sellest, millised tingimused on kõige ebasoodsamas seisus — nt kui maastikutingimused on kahepaiksete jaoks optimaalsed, saavad piiravaks veekoguga seotud parameetrid (Hartel et al. 2010).

Mudakonn on öise eluviisiga kahepaikne, kelle täiskasvanud isendid kasvavad kuni 8 cm pikkuseks (Arnold 2004). Mudakonnale on iseloomulikud ümar keha, suured vertikaalsete pupillidega silmad, suured (kaevumist hõlbustava) põiakõbukestega tagajäsemed ning oranžid täpid keha külgedel (Adrados et al. 2004; Arnold 2004). Mudakonna Euroopa levila ulatub Kesk-Euroopast Lääne- ja Loode-Venemaani (Arnold 2004). Eestis on liik levinud Kagu- ja Lõuna-Eestis, Piirissaarel, Emajõe Suursoos ning Lääne-Viru karstialadel. Emane mudakonn koeb lindina 1000-3500 muna; munadest kooruvad 4-10 päeva pärast vastsed, kelle areng kestab küllalt kaua — moondeni kulub 2-5 kuud (Arnold 2004). Lääne-Euroopas asustab mudakonn valdavalt põllumajandusmaastikku (Tobias et al. 2001), kuid Eestis asuvad tema sigimispaiad ka metsamaastikus (Rannap et al. 2013). Liigi levila põhjaosades — Rootsis (Nyström et al. 2007), Taanis (Hels 2002) ja Eestis (Rannap et al. 2009b) — on mudakonna populatsioonid 20. sajandi jooksul oluliselt kahanenud.

Senised uuringud on näidanud, et mudakonn eelistab sigida päiksele avatud veekogudes (Rannap et al. 2013), mille läheduses on liivase pinnasega maismaa (Nyström et al. 2007; Rannap et al. 2013; Carisio et al. 2014). Eelistatud on savise põhjasubstraadi ja suure avatud vee alaga veekogud (Rannap et al. 2015). Rootsis läbiviidud häälitsevate isasloomade uuringust ilmnes, et isendid koondusid eelkõige suurtesse ja eutrofeerunud veekogudesse, milles oli kõrge hapniku kontsentratsioon ning kõrged kevadised temperatuurid (Nyström et al. 2002). Hollandis ja Taanis on leitud, et liik eelistab sigimiseks produktiivsemaid, hilisemas suktsessioonistaadiumis veekogusid (Strijbosch 1979; Hels 2002). Seda on seostatud mudakonna arengu eripäraga — ühe hooaja jooksul kuni 15 cm suuruseks kasvavad kullesed vajavad arenguks piisavalt toitu (Strijbosch 1979). Taanis, Eestis ja Hollandis läbi viidud võrdlev uuring näitas, et kuigi mudakonna sigimispaiaga eelistused on neis kolmes riigis sarnased, on olulised erinevused kulleste arvukust mõjutavas sigimispaiaga

kvaliteedis (Rannap et al. 2015). Töö autorid pakuvad selle põhjusena välja nii elupaiganõudluse geograafilist varieeruvust kui ka riigiti erinevaid ohutegureid.

Harivesilik on sabakonnaliste seltsi kuuluv suur (kuni 15 cm) tume, kõbrulise nahaga vesilik (Adrados et al. 2004; Arnold 2004). Isastele harivesilikele on sigimisaajal iseloomulik kõrge hambuline hari, mis katkeb saba tüvikul ning jätkub sabal (Adrados et al. 2004). Emased harivesilikud koevad 200-400 muna, mille nad kinnitavad veetaimede lehtede alaküljele (Adrados et al. 2004; Arnold 2004). Munadest kooruvad vastsed 1,5-3 nädalaga ning moone toimub 3-4 kuu pärast (Arnold 2004). Harivesilik on Euroopas ulatuslikult levinud — tema levila hõlmab nii Põhja- kui Kesk-Euroopat (Arnold 2004). Eestis on harivesilik kõige enam levinud Kagu- ja Lõuna-Eestis, kuid liiki leidub ka Kesk-Eestis ning Pandivere kõrgustikul (Rannap & Briggs 2006).

Varasemates harivesiliku elu- ja sigimispaiade uuringutes on leitud, et harivesiliku optimaalsed sigimispaiad on päikselised veekogud, mida osaliselt katavad veetaimed (Sztatecsny et al. 2004; Maletzky et al. 2007; Miró et al. 2017). Veekogu põhi peaks olema savine (Edgar & Bird 2006; Rannap & Briggs 2006) ning seal ei tohiks olla kalu (Skei et al. 2006; Miró et al. 2017). Veekogul peaks olema piisavalt madalaveelist kaldaala, kus kasvavate veetaimede külge vesilik oma munad kinnitab (Rannap & Briggs 2006). Maismaaelupaikadest sobivad harivesilikule lehtmetsad, samas kui okasmetsi ja soiseid alasid (Gustafson et al. 2011) ning suuri avatud alasid see liik väldib (Jehle & Arntzen 2000). Harivesilik eelistab mosaiikseid maastikke, kus leidub nii metsaalasid kui avatud rohumaid (Rannap et al. 2009b; Miró et al. 2017). Mitmed uuringud on näidanud, et harivesiliku esinemist on võimalik ennustada ka ainult maismaa tingimusi analüüsides (Joly et al. 2001; Gustafson et al. 2011; Vuorio et al. 2013). Samas munade ja vastsete arvukust saab paremini ennustada veekogu parameetrite abil (Sztatecsny et al. 2004).

Mitmed harivesiliku sigimisedukust ja populatsioonidünaamikat puudutavad uurimused on läbi viidud Kesk- ja Lääne-Euroopa põllumajandusmaastikel (Joly et al. 2000; Denoel & Ficitola 2008). Sealsed harivesilikule sobivad tingimused on osalt erinevad, võrreldes liigi levila põhjapoolsema servaalaga, kus sega- ja lehtmetsade (Vuorio et al. 2001; Skei et al. 2006; Gustafson et al. 2011; Miró et al. 2017), metsa alustaimestiku (Vuorio et al. 2015)

ning avatud päikseliste veekogude (Rannap et al. 2012) olemasolul on oluline roll liigi hea seisundi tagamisel.

1.3. Kahepaiksete liigirikkust määravad tegurid

Kahepaiksete liigirikkuse uuringutes võib eristada hüpoteese, mis on paigutatavad kas saarte biogeograafia teooria (MacArthur and Wilson 1967) või nišiteooria (Hutchinson 1957) raamistikku, mida alles viimasel aastakümnel on hakatud põhjalikumalt omavahel siduma (Kadmon & Allouche 2007). Kahepaiksete liigirikkuse uuringutes on tihti kasutatud saarte biogeograafiast tuntud populatsioonide asustusdünaamika mudeleid (parameetriteks veekogu või elupaiga suurus ning isoleeritus) (nt Laan & Verboom 1990; Tockner et al. 1999). Väikeveekogusid käsitletakse justkui elupaigalaikude või saartena, mille liigiline koosseis sõltub kolonisatsioonist ja väljasuremistest (Marsh & Trenham 2001). Ka üht põhilist ökoloogia (biogeograafia) hüpoteesi — ala suuruse ja liigirikkuse vahelise positiivse seoses olemasolu (Gilbert 1980) — on testitud kahepaiksete näitel (Laan & Verboom 1990; Spencer et al. 1999; Tockner et al. 1999). Uurimuses, milles hüpotees kinnitust leidis, pakuti selle põhjuseks nii suurema populatsiooni väiksemat väljasuremisohu kui ka suuremat nišside arvu suuremas veekogus (Spencer et al. 1999), mis viib omakorda nišiteooriaga seotud hüpoteesideni. Samas Austrias Doonau luhal läbi viidud uurimuses leiti, et üksikute veekogude pindala ning kahepaiksete liigirikkuse vahel on vaid väga nõrk seos (Tockner et al. 1999). Uurimuse autorid leidsid, et liigirikkust seletas antud juhul paremini veekogude omavaheline ühendatus. Samuti on näidatud, et liigirikkamad on just keskmise suurusega veekogud, kuna liiga väiksed veekogud võivad kergesti ära kuivada, samas kui liiga suurtes veekogudes on sageli kalad (Semlitsch 2015).

Elupaikade heterogeensuse ja nišside paljususe hüpotees on pikalt olnud liigilise mitmekesisuse uurimuste üks alustalasid (MacArthur & Wilson 1967). Tews et al. (2004) teostatud liigirikkuse ja elupaiga heterogeensuse seoste metaanalüüs näitas, et enamik

selleleemalisi uurmusi on tuvastanud nendevahelise positiivse seose. Ka mitmed kahepaiksete liigirikkust uurinud tööd on leidnud positiivse seose elupaikade heterogeensuse ning kahepaiksete liigirikkuse vahel (Tockner et al. 1999; Atauri & de Lucio 2001; Vallan 2002). Kahepaiksete elupaikade heterogeensuse uuringutes on kasutatud väga erinevaid ruumilisi skaalasid — maastikest üksikute veekogudeni. On leitud, et iga liigirühma jaoks on oma optimaalne skaala, milles elupaiga heterogeensuse ja liigirikkuse vaheline seos on oluline, sõltudes muuhulgas liigirühma levimisvõimest, areaalist jt elupaiga spetsiifilistest ruumilistest protsessidest (Tews et al. 2004). Hispaanias läbi viidud uurimuses on näidatud, et võrreldes lindude ning liblikatega pole väiksema levimisvõimega kahepaiksete jaoks maastiku tasandi heterogeensus nii oluline (Atauri & de Lucio 2001). Liigirikkuse seisukohast on kahepaiksetele olulisem konkreetne maakattetüüp kui heterogeensus iseenesest (Atauri & de Lucio 2001). Veekogude heterogeensuse mõju kahepaiksete liigirikkusele ja liigilisele koosseisule on viimastel aastakümnetel rohkem uuritud mitte ühe veekogu omadustest lähtuvalt, vaid metapopulatsiooni teooria valguses ühe piirkonna veekogude omadusi võrreldes (Urban 2004; Vasconcelos et al. 2009).

1.4. Veekogu vanus kui kahepaiksete sigimist mõjutav tegur

Taastatud või rajatud veekogude puhul saab vanust kasutada veekogu mitme erineva parameetri väärtuse tuletamiseks. Esmalt saab veekogu vanust, juhul kui veekogu ei hooldata või ei puhastata, kasutada veekogu suktsessiooniastme (eelkõige taimekoosluse) määramisel. On leitud, et veekogu suktsessioonist tulenevad deterministlikud populatsiooniprotessid võivad olla olulisemad kui stohhastilised elupaigalaikudes toimuvad väljasuremised ja taaskoloniseerimised (Sztatecsny et al. 2004). Veetaimestiku katvuse ning liigilise koosseisu alusel saab ennustada ka veekogu asustamist vesilike poolt (Joly et al. 2001; Edgar & Bird 2006). Kahepaiksete jaoks on olemas optimaalne suktsessiooni tase, mil veekogu asustatus on suurim. Väga noortes veekogudes puudub taimestik, mille külge nt vesilikud oma munad saaks kinnitada (Mari et al. 2010). Teatud vanusest võib taimede tihedus ning liigiline koosseis veekogus muutuda aga kahepaiksete jaoks samuti ebasobivaks – kõrgemad taimed varjutavad veekogu, väheneb vaba vee pind, kus nt vesilikud toituvad, samuti suureneb

veekogu kinnikasvamise võimalus (Sjögren-Gulve 1994; Rannap & Briggs 2006). Kuigi veekogu vanuse kaudu on võimalik kahepaiksete esinemist ennustada, ei pruugi vanus selleks kõige parem tunnus olla (Stevens et al. 2006). Liigiga *Rana sylvatica* tehtud uuringust leiti, et kuigi kahepaikse esinemisel oli positiivne seos kopratigi vanusega, ennustas liigi esinemist siiski paremini tiigiäärsete puude võrade liituvus (Stevens et al. 2006).

Teise võimalusena võib veekogu vanus seostuda kolonisatsioonivõimalusega — vanematesse veekogudesse jõuavad ka väiksema liikumisvõime ja migratsioonikiirusega liigid (Birx-Raybuck et al. 2010). Kolonisatsiooni kiirus sõltub ka mitmetest muudest teguritest, milleks on eelkõige lähtepopulatsiooni seisund ning selle lähedus asustamata veekogule. Itaalias Toscanas võrreldi põllumajandusmaastikule rajatud tiike referentsveekogudega ja leiti, et referentsaladega samasuguse kahepaiksete liigirikkuseni jõuti neis alles viie aastaga (Mari et al. 2010).

Kolmandaks võib veekogu vanus seostuda ka veekogu hüdroperioodiga. Ameerika Ühendriikides Põhja-Carolinas leiti näiteks, et erinevalt vanematest linna sademevee kogumistiikidest kuivavad uuemad tiigid aeg-ajalt, sobides liikidele, kes on kohastunud sigima ajutistes veekogudes (Birx-Raybuck et al. 2010).

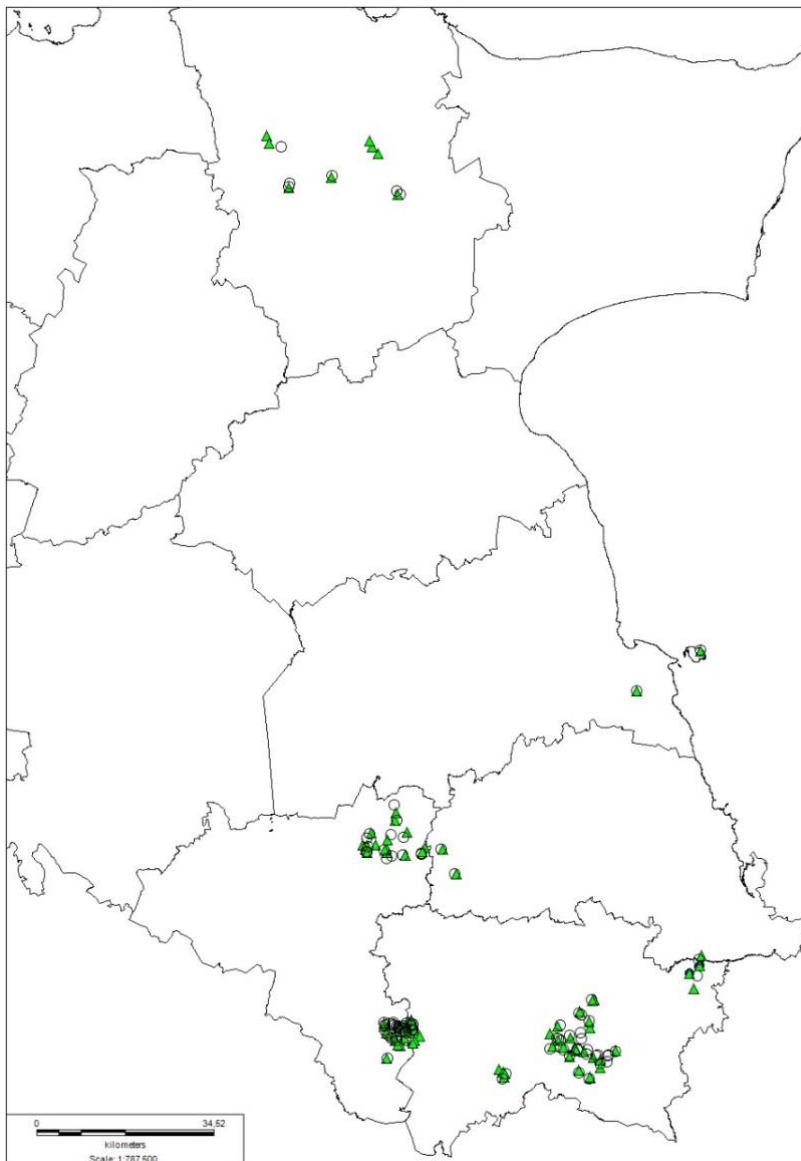
2. Materjal ja metoodika

Väikeveekogude valim koostati juhendajate abiga 2014. aasta sügisel ning 2015. aasta kevadel. 2015. aasta suvel tehtud välitöödel osales töö autor koos kahepaiksete ekspertide, sh juhendajatega. Veekogude ning neid ümbritseva maastiku kirjeldamiseks täideti ankeedid, mis on välja töötatud varasemate seirete ja uuringute käigus. Magistritöö andmete sisestamise ja andmeanalüüsid on teinud töö autor.

2.1. Valimi koostamine

Eestis on kahepaiksete sigimistingimuste parandamiseks 2004. aastast alates puhastatud väikeveekogusid võsast, põhjasetetest ja mudast. Veekogude kaldaid on tehtud laugemaks ning kinnikasvanud või kuivendatud veekogusid on süvendatud ja laiendatud. Lisaks on kuivendatud aladele rajatud ka uusi väikeveekogusid. Võrdlemaks neid, kahepaiksetele spetsiaalselt rajatud või taastatud veekogusid, looduslike väikeveekogudega, valiti aladel, kuhu väikeveekogusid on aastate jooksul tehtud, 85 spetsiaalselt kahepaiksetele rajatud/taastatud veekogu ning nende lähiümbrusest 85 looduslikku väikeveekogu (joonis 1). Viimased jagunesid omakorda kopra poolt üle ujutatud aladeks (N=43) ja muudeks looduslikeks veekogudeks (sh veega täidetud lohud ja nõod, karstiveekogud; N=42). Väikeveekogudena käsitleti käesolevas töös veekogusid, mille sügavus jäi alla 2,5 m ja suurus alla 1 ha. Kuna kahepaiksetele on sigimisveekogusid taastatud ja rajatud 11 aasta jooksul, valiti veekogude vanusest tulenevate mõjude uurimiseks igast aastakäigust, mil veekogusid taastati, juhuslikult 10-12 veekogu (valimist jäid välja 2004., 2008. ja 2009. a, mil taastamistöid ei tehtud või taastati < 10 veekogu). Valim koostati nii, et kahe valimis oleva veekogu vaheline kaugus oleks ≥ 100 m (keskmine kaugus 1487 m). Veekogude valimi koostamisel kasutati Mapinfo Professional 12.0 programmi. Maa-ameti ortofotode alusel märgiti Mapinfo programmis igast väljavalitud veekogust 500 m raadiusesse jäävad looduslikud väikeveekogud. Välitööde käigus kaardile märgitud looduslike veekogude valimit korrigeeriti, kuna mitmed neist olid kuivanud. Uuringusse valitud väikeveekogud

asuvad Haanja looduspargis (looduslikud: N=27; rajatud/taastatud: N=23), Karula rahvuspargis (looduslik: N=28; rajatud/taastatud: N=26), Otepää looduspargis (looduslikud: N=18; rajatud/taastatud: N=18), Lääne-Virumaa karstialadel (looduslikud: N=6; rajatud/taastatud: N=8), lisaks Võrumaal Sadramõtsas (looduslikud: N=2; rajatud/taastatud: N=4), Setomaal (looduslikud: N=2; rajatud/taastatud: N=4), Emajõe Suursoos (looduslikud: N=1; rajatud/taastatud: N=1) ja Piirissaarel (looduslikud: N=1; rajatud/taastatud: N=1) (joonis 1).



Joonis 1. Uuritud veekogude asukohad. Kolmnurgad tähistavad uuritud rajatud/taastatud veekogusid (N=85) ja ringid tähistavad uuritud looduslikke veekogusid (N=85).

2.2. Andmete kogumine

Välitööd viidi läbi 2015. aasta suvel (16.-28. juunil). Iga veekogu külastati ühel korral ning kahepaiksete liigilise koosseisu kindlakstegemiseks kasutati standardiseeritud kahvameetodit (Skei et al. 2006). Igas veekogus tegi üks kahepaiksete ekspert kahvatõmbeid 15-30 minutit (püügipingutus kasvas proportsionaalselt veekogu suurusega), kattes kõik veekogu erinevad osad (kaldapiirkond, vabaveeline ala, taimestunud alad), samuti veekogu põhja- ja pinnakihi. Lisaks otsiti veetaimedelt harivesiliku ja tähnikvesiliku mune. Kalade olemasolu veekogus tehti kindlaks nii vaatluse kui kahvapüügi abil. Kuna veekonna ja tiigikonna kulleseid pole väliste tunnuste järgi võimalik eristada (Adrados et al. 2010), käsitleti neid liike ühtse rühmana *Pelophylax sp* („roheline konn“).

Välitööde käigus mõõdeti mitmeid veekogu parameetreid: vee maksimaalset sügavust, pindala, madalaveelise (< 30 cm) ala laiust ning kalda kallet. Lisaks hinnati veekogu varjulisust, põhja substraati, vee värvust ja läbipaistvust, karjatamist veekogu ümbruses, veetaimestiku olemasolu ja katvust ning maakatet veekogust 50 m raadiuses. Määrati ka dominantsed veetaimed perekonna tasandil. Kõigi vaatluste ning kahvapüügi tulemuste põhjal täideti iga veekogu kohta standardiseeritud andmevorm. Maa-ameti ortofotodelt ja Eesti Põhikaardilt mõõdeti kaugus lähima teadaoleva harivesiliku ja mudakonna sigimisveekoguni. Eesti Põhikaardi põhialade kaardikihti ja TÜ digitaalarhiivi ruumiandmete kalkulaatorit kasutades arvutati uuritud veekogu kaugus lähima metsani ja kirjeldati veekogude ümbruse maakatet 100 m ja 500 m raadiuses. Looduslike ja spetsiaalselt rajatud/taastatud veekogude võrdlemisel hinnati kokku 28 parameetrit — neist 19 looduses ja 9 kaartidelt.

2.3. Andmeanalüüs

Leidmaks looduslike ja kahepaiksetele spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogude vahelisi erinevusi, võrreldi esmalt nende kahe veekogu tüübi tunnuseid. Normaaljaotusega tunnuste väärtuste või transformeeritud väärtuste normaaljaotuse korral kasutati analüüsiks t-testi. Kui uuritud tunnuste väärtuste jaotus ei vastanud normaaljaotusele ning ka väärtuste transformeerimine normaaljaotust ei taganud, kasutati pidevate tunnuste võrdlemiseks Mann-Whitney U-testi. Diskreetsete tunnuste analüüsiks kasutati χ^2 testi. Leitud p väärtustega viidi läbi ka Bonferroni korrektsioon ning seejärel korrigeeriti vastavalt statistilise olulisuse ländendit. Kuna enamiku tunnuste väärtuste jaotus ei vastanud normaaljaotusele ning jaotus oli ebasümmeetriline, kasutati tunnuste võrdlemiseks statistikuid mediaan ja kvantiilid.

Kuna väikeveekogude taastamine ja rajamine on olnud suunatud eelkõige harivesiliku ja mudakonna sigimistingimuste parandamisele, võrreldi kahepaiksete liigirikkusele lisaks looduslikke ja taastatud/rajatud veekogusid ka nendest liikidest lähtuvalt. Analüüsides jäeti välja veekogud, mis asusid aladel, kus üht või teist liiki ei leidu. Harivesiliku puhul oli selliseks alaks Piirissaare, mudakonna puhul aga Sadramõtsa. Samuti jäeti valimist välja kaladega veekogud (looduslikud: $N=10$; rajatud $N=3$), sest kalade olemasolu on nii harivesiliku kui mudakonna sigimist limiteerivaks faktoriks (Nyström et al. 2002; Rannap et al. 2012). Ka käesolevas uuringus ei leitud harivesiliku ega mudakonna vastseid ühestki kaladega veekogust. Andmete ühtlustamiseks grupeeriti substraadid „liiv“ ja „savi“ ning vee värvus „pruun“ ja „selge“. Esimesel juhul oli tegemist mineraalsete põhjasubstraatidega, mida saab käsitleda ühtse rühmana, teisel juhul oli värvilt pruun vesi alati ka selge.

Selgitamaks välja, millised veekogu ja selle ümbruse tunnused määravad mudakonna ja harivesiliku sigimise antud veekogus, tehti esmalt ühetunnuselised logistilise regressiooni analüüsid STATISTICA 8 programmiga. Selles analüüsi etapis kasutati statilise olulisuse ländendina $p \leq 0,15$, et säilitada tunnuseid, mis võiksid osutada olulisteks kombinatsioonid teiste tunnustega. Ühetunnuselises regressioonianalüüsis $p \leq 0,15$ olulisusväärtuse saavutanud

faktorite vahel tehti korrelatsioonianalüüsid, et leida tunnused, mis võiksid varjutada üksteise mõju. Kasutades logistilise seosefunktsiooniga üldistatud lineaarset mudelit, koostati programmis R 3.2.1. mittekorreleerunud faktoritest mitmetunnuselised elupaigamudelid. Mitmetunnuseliste mudelite koostamisel kasutati olulisusväärtust $p \leq 0,05$ ning mudeli prognoosivõime hindamiseks järjestati need sammregressiooni abil AIC väärtuse alusel. Kahepaiksete liigirikkuse mudelid koostati programmis R 3.2.1., läbides sarnased etapid mudakonna ja harivesiliku analüüsidega. Kuna tunnuse „liikide arv“ andmed olid alahajuvusega, kasutati neis analüüsides kvaasipoissoni jaotust. Kvaasipoissoni jaotusega analüüsid ei võimalda aga kasutada AIC väärtust mudelite hindamiseks. Seetõttu kasutati parimate mudelite valikul faktorite p väärtuseid. Et teha kindlaks, kas liikide arvu ja veekogu tüübi vaheline seos on eelkõige seotud harivesiliku ja mudakonna eelistustega, teostati ühetunnuseline kvaasipoissoni regressiooni analüüs, milles sõltuvaks muutujaks oli kahepaiksete liikide arv ilma mudakonna ja harivesilikuta ning sõltumatuks muutujaks veekogu tüüp.

Kuna nii harivesiliku esinemist kui ka kahepaiksete liigirikkust kirjeldavates mitmetunnuselistes mudelites osutus faktor „veekogu tüüp“ oluliseks tunnuseks, uuriti, milliste veekogu- ja maastikutunnustega võiks selle tunnuse mõju olla seletatav. Kasutades logistilise seosefunktsiooniga üldistatud lineaarset mudelit, lisati faktor „veekogu tüüp“ programmis R 3.2.1. nendele mittekorreleerunud faktoritele, mis mõjutasid oluliselt harivesiliku esinemist või kahepaiksete liigirikkust ning mis samas eristasid rajatud/taastatud veekogusid looduslikest veekogudest. Harivesiliku puhul koostati lisaks elupaigamudelid eraldi looduslikele ja rajatud/taastatud veekogudele. Selleks kasutati programmis R 3.2.1. logistilise seosefunktsiooniga üldistatud lineaarset mudelit. Kuna on teada, et harivesilik eelistab oma munad kinnitada kindlate taimeliikide lehtedele (Miaud 1995; Sztatecsny et al. 2004), analüüsiti χ^2 testi kasutades ka peamiste taimeperekondade ja harivesiliku esinemise vahelist seost.

Logistilist ja kvaasipoissoni regressioonanalüüsi kasutades analüüsiti harivesiliku ja mudakonna esinemist ja kahepaiksete liigirikkust eri vanusega spetsiaalselt kahepaiksete sigimistingimuste parandamiseks taastatud/rajatud veekogudes. Valimist eemaldati kaladega veekogud ($N=3$), kuna need võivad mõjutada veekogu vanusest tuleneva suktsessiooniastme

seostamist uuritud liigi esinemisega veekogus. Lisaks eemaldati selle analüüsi puhul harivesiliku valimist kõik Karula veekogud, kuna selles piirkonnas on liik vähelevinud. Kuna eri piirkondadesse on veekogusid rajatud eri aastatel, testiti, kas vanuse mõju võiks tuleneda piirkonna mõjust, lisades liigirikkuse mudelis veekogu vanuse faktorile ka piirkonna faktori. Leidmaks, kas veekogu vanus peegeldab veekogu suktsessiooniastet, testiti Spearmani korrelatsiooni kasutades ka veekogu vanuse ning taimestiku katvuse vahelist seost. Lisaks testiti logistilist regressioonanalüüsi kasutades veekogu vanuse ja lähima mudakonna või harivesiliku leiuga veekogu kauguse koosmõju.

3. Tulemused

3.1. Looduslikud ja taastatud/rajatud veekogud

Looduslikud ja kahepaiksete sigimistingimuste parandamiseks spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogud erinesid 14 tunnuse poolest (tabel 1). Looduslikud veekogud olid oluliselt varjulisemad, laugemate kallastega, laiema madala vee osaga, madalama veega ja suurema pindalaga. Looduslikes veekogudes leidis ka oluliselt rohkem alla 1 m kõrgust veetaimestikku ning nende põhi oli mudasem kui spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogudel. Samuti oli looduslikke veekogusid ümbritsev maastik metsasem: kaugus lähima metsani oli oluliselt väiksem kui rajatud/taastatud veekogudel (metsa osakaal 500 m raadiuses oli suurem). Looduslike veekogude ümber esines ka vähem karjatamist ning samuti leidis neist 100 m raadiuses vähem põllumaid (tabel 1).

Uuritud veekogudes leiti kokku 7 liiki kahepaikseid: tähnikvesilik (*Lissotriton vulgaris*), harivesilik (*Triturus cristatus*), mudakonn (*Pelobates fuscus*), harilik kärnkonn (*Bufo bufo*), rohukonn (*Rana temporaria*), rabakonn (*Rana arvalis*) ja rohelised konnad (*Pelophylax sp.*), neist enim leidis veekogudes rohelisi konni (72,4% veekogudest). Kahepaiksete liigirikkust arvesse võttes erinesid looduslikud veekogud taastatud/rajatud veekogudest oluliselt (tabel 1). Kahepaiksete liigirikkus oli looduslikes veekogudes oluliselt väiksem kui taastatud/rajatud veekogudes (looduslikes veekogudes keskmiselt 2,4 ja spetsiaalselt rajatud/taastatud veekogudes 3 liiki (tabel 1).

Tabel 1. Kahepaiksetele spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogude ja looduslike veekogude tunnuste võrdlus

Tunnus	Veekogu tüüp	N	Mediaan	kvartiilid (Q1;Q3)	min-max	Tunnuse tasemete % (diskreetsel tunnustel)			
						df	A ^a	p ^b	
Vari (%)	Looduslik	85	5	2; 25	0-100	-	1929*	<0,001	
	Rajatud	84	0	0;5	0-50	-			
Kalda kalle (°)	Looduslik	84	5	5;25	5-90	-	2202*	<0,001	
	Rajatud	85	25	10;30	5-51,25	-			
Madala vee laius									
(m)	Looduslik	77	3,75	1;10	0-75	-	1942*	<0,001	
	Rajatud	84	1	0,5;1,75	0,2-8,75	-			
Vee max							-		
sügavus (m)	Looduslik	83	0,5	0,2;1	0,2-2	-	4,44****	<0,001	
	Rajatud	78	1	1;1,5	0,2-2	-			
Pindala (m2)	Looduslik	81	600	150;2000	5-8000	-	2372*	<0,001	
	Rajatud	84	300	150;500	5-1500	-			
Alla 1 m									
taimestk (%)	Looduslik	85	50	5;75	0-100	-	1195*	<0,001	
	Rajatud	85	1	1;5	0-75	-			
Soo 100m (%)	Looduslik	85	20	0;50	0-100	-	1958*	<0,001	
	Rajatud	85	0	0;0	0-50	-			
Lähim harivesilikuga									
veekogu (m)	Looduslik	85	676	322;1985	1-11134	-	2414*	<0,001	
	Rajatud	85	169	3;2116	1-11089	-			
Liikide arv	Looduslik	85	2	2;3	0-5	-	2571*	<0,001	
	Rajatud	85	3	2;4	0-6	-			
Lähim mets (m)	Looduslik	85	20	0;41	0-187	-	2408*	<0,001	
	Rajatud	85	40	20;78	0-184	-			
Põhi	Looduslik	84				turvas:24,71 muda:64,71 savi või liiv: 9,41	2	78,10*	<0,001

	Rajatud	85				turvas: 1,18 muda:23,53 savi v liiv:75,29		
Harivesiliku								
esinemine	Looduslik	85				Jah: 10,59 Ei: 89,41	1 36,80**	<0,001
	Rajatud	85				Jah: 51,12 Ei: 45,88		
Mets 100m (%)	Looduslik	85	30	10;60	0-100		2254*	<0,001
	Rajatud	85	10	0;30	0-90			
Kari	Looduslik	85				Jah:7,06 Ei:92,94	1 8,90**	0,003
	Rajatud	85				Jah:23,53 Ei:76,47		
Lähim								
mudakonnaga								
veekogu (m)	Looduslik	85	346	160;1019	19-9972		2721*	0,005
	Rajatud	85	214	20;620	0-9904			
Köögililjaaed								
50 m	Looduslik	85				Jah: 2,35 Ei: 97,65	1 7,78**	0,005
	Rajatud	85				Jah: 14,11 EI: 85,88		
Põld 100m (%)	Looduslik	85	0	0;20	0-100		326*	0,008
	Rajatud	85	40	0;70	0-100			
Põld 500m (%)	Looduslik	85	20	10;30	0-70		2895*	0,025
	Rajatud	85	30	20;40	0-80			
Värv	Looduslik	84				selge:90,59 mudane:8,24	1 4,86**	0,027
	Rajatud	84				selge:80 mudane:20		
Üle 1 m								
taimestik (%)	Looduslik	85	5	0;10	0-75		3026*	0,068
	Rajatud	85	1	0;5	0-75			
Ujuv taimestik								
(%)	Looduslik	85	10	1;50	0-100		3470*	0,658

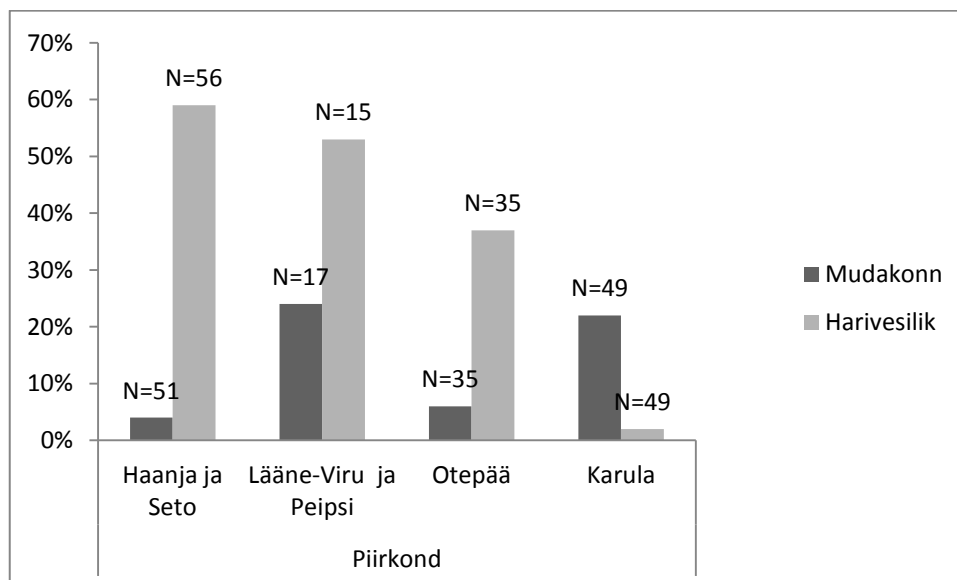
	Rajatud	85	1	1;50	0-100		
Veealune							
taimestik (%)	Looduslik	85	25	0;75	0-100	3524*	0,781
	Rajatud	85	25	1;75	0-100		
Rohumaa 100 m							
(%)	Looduslik	85	0	0;20	0-100	3187*	0,350
	Rajatud	85	10	0;40	0-90		
Mets 500m (%)	Looduslik	85	50	30;60	10-80	1,28***	0,200
	Rajatud	85	40	30;60	10-80		
Rohumaa 500m							
(%)	Looduslik	85	10	10;20	0-40	3505*	0,730
	Rajatud	85	10	10;20	0-50		
Kalad	Looduslik	85			Jah: 12 Ei: 88	1 4,08**	0,043
	Rajatud	85			Jah: 3,50 Ei: 96,5		
Mudakonna							
esinemine	Looduslik	85			Jah: 7,06 Ei: 92,94	1 3,63**	0,057
	Rajatud	85			Jah: 16,47 Ei: 85,53		
Liiv 50 m	Looduslik	85			Jah: 5,88 Ei: 94,12	1 0,12**	0,730
	Rajatud	85			Jah: 4,71 Ei: 95,29		

^a *Mann-Whitney U Test: U; ** χ^2 test: χ^2 ; ***t-test (log transformeeritud väärtus): t

^b Tumedas kirjas on p väärtused, mis säilitasid olulisuse ka pärast Bonferroni korrektsiooni.

Mudakonna kulleseid leiti kokku 19 veekogust, kusjuures looduslike (N=6) ja taastatud/rajatud veekogude (N=13) asustatus oluliselt ei erinenud (tabel 1). Mudakonna leidis enim Lääne-Viru ja Peipsi piirkonna veekogudes (24% nende alade kaladeta veekogudest leiti mudakonna; joonis 2). Harivesiliku mune ja vastseid, keda leiti kokku 55 veekogust, leidis oluliselt enam taastatud/rajatud veekogudest (N=46) kui looduslikest veekogudest (N=9; tabel 1). Enim leiti harivesilikke Haanja ja Setomaa veekogudest (59% kaladeta veekogudest; joonis 2). Vaadeldes looduslike veekogusid kahe rühmana – kopra ülejutusosalad ja muud looduslikud veekogud, siis mudakonna ja harivesiliku sigimine nende

rühmade vahel ei erinenud (mudakonn: $\chi^2=2,9$; $df=1$; $p=0,09$; harivesilik: $\chi^2=0,2$; $df=1$; $p=0,66$).



Joonis 2. Mudakonna ja harivesiliku leidudega veekogude osakaal eri piirkondades (valimis ei ole kaladega veekogusid ja nende alade veekogusid, kus liik ei levi).

3.2. Mudakonna ja harivesiliku sigimist mõjutavad tunnused

Mudakonna elupaigamudeli ühetunnuselises analüüsis osutusid statistiliselt oluliseks vaid vähesed tunnused (tabel 2 ja 3). Mitmetunnuselistest regressioonimudelitest ennustas mudakonna sigimist veekogus kõige paremini mudel, mis sisaldas maastiku tunnuseid: „liivase pinnase olemasolu veekogust 50 m raadiuses“ (positiivse mõjuga) ning „metsa osakaal veekogust 500 m raadiuses“ (negatiivse mõjuga) (AIC=108,22). Antud mudeli prognoosivõime pole siiski kuigi suur (AUC=0,72; tundlikkus 68,4 %; spetsiifilisus 69,2 %). AIC väärtuse poolest olid paremuselt järgmised võrdselt head ühetunnuselised mudelid: „piirkond“ (AIC=110,95) ja „liivase pinnase olemasolu veekogust 50 m raadiuses“ (AIC=112,38).

Tabel 2. Kirjeldatud tunnused ja nende seos mudakonna kulleste esinemisega (statistilise olulisuse l  vend $p \leq 0,15$; ↓ negatiivne m  ju; ↑ positiivne m  ju)

Tunnus	N	χ^2	M��ju	
			p	suund
Veekogu t��p	152	2,6	0,11	
looduslik	74			↓
rajatud	78			
Piirkond	152	11,59	0,01	
Haanja	51			↓
L��ne-Viru, Peipsi	17			↑
Otep��	35			↓
Karula	49			
Veekogu pindala (m ²)	148	0,01	0,92	↓
Madalaveeline osa (m)	144	1,06	0,30	↓
Vee max s��gavus (m)	143	0,35	0,55	↑
Kalda kalle (��)	151	1,17	0,28	↓
P��hi	151	1,63	0,44	
turvas	19			↓
muda	65			↓
savi	67			
Veev��rv	152	0,07	0,79	
selge	131			↓
mudane	21			
Karjatamine 0/1	152	3,10	0,08	
0	127			↓
1	25			
Vari (%)	151	0,56	0,45	↓
K��ogiviljaaed 50 m 0/1	152	0,23	0,63	
0	140			↑
1	12			
liiv 50 m 1/0	152	6,16	0,01	
0	143			↓

Tunnus	N	χ^2	Mõju	
			p	suund
1	9			
Põllu osakaal 500 m (%)	152	1,52	0,22	↑
>1m veetaimestik (%)	152	0,25	0,61	↑
<1m veetaimestik (%)	152	0,01	0,90	↓
Ujuv taimestik (%)	152	1,83	0,18	↓
Veealune taimestik (%)	152	0,27	0,60	↓
T. cristatus 0/1	152	1,63	0,20	
0	101			↑
1	51			
Teiste kahepaiksete liikide arv	152	1,68	0,19	↑
Kaugus metsani (m ²)	152	0,02	0,89	↑
Rohumaa osakaal 500m (%)	152	0,06	0,81	↓
Metsa osakaal 500 m (%)	152	5,45	0,02	↓
Põllu osakaal 100 m (%)	152	2,73	0,10	↑
Rohumaa osakaal 100 m (%)	152	0,95	0,33	↓
Metsa osakaal 100 m (%)	152	3,15	0,08	↓
Madal soo osakaal 100 m (%)	152	3,16	0,08	↓
Kaugus lähima mudakonna leiuga veekoguni (m)	152	5,39	0,02	↓

Tabel 3. Mudakonna ühetunnuselises analüüsis $p \leq 0,15$ tunnuste korrelatsioonid. Olulisusväärtused leitud Spearmani korrelatsiooniga (pidevad tunnused), χ^2 testiga (diskreetsed muutujad) või Mann-Whitney U-testi või Kruskal-Wallise testiga (diskreetse ja pideva tunnuse kombinatsiooni korral): * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tunnus	Seotud tunnus
Veekogu tüüp	Kari**, põld 100 m***, mets 100 m***, soo 100 m***, lähim mudakonnaga tiik*
Ala	Kari**, mets 500 m**, põld 100 m**, mets 100 m*, soo 100 m***, lähim mudakonnaga tiik**, liiv 50m***
Kari	Tüüp**, ala**, mets 500 m*, mets 100 m*
Mets 500 m	Ala**, kari*, põld 500 m***, mets 100 m***, soo 100 m***, lähim mudakonnaga tiik*

Põld 100 m	Tüüp***, ala**, mets 500 m***, mets 100 m***, soo 100 m***, lähim mudakonnaga tiik*
Mets 100 m	Tüüp*, kari*, mets 500 m***, põld 100 m***, lähim mudakonnaga tiik**
Soo 100 m	Tüüp***, ala***, põld 100 m***, mets 500 m***
Lähim mudakonna leiuga tiik	Tüüp*, ala**, põld 100*, mets 100**, mets 500 m*
Liiv 50 m	Ala ***

Erinevalt mudakonna analüüsides osutusid harivesiliku esinemist prognoosivates ühetunnuselistes regressioonianalüüsides oluliseks paljud veekogu ja maastiku parameetrid (tabel 4 ja 5). Nii sigivad harivesilikud enim selge vee ja savise või liivase põhjaga taastatud/rajatud veekogudes. Maakatte poolest on sobivaimad alad, kus leidub ka metsa, negatiivse mõjuga on aga soised alad. Harivesiliku esinemist ennustas kõige paremini mitmetunnuseline regressioonimudel: „piirkond“ (kõige soodsam Haanja ja Seto piirkond) ja „veekogu tüüp“ (taastatud/rajatud veekogu soodsam) (AIC=117,95; AUC=0,91, spetsiifilisus 88,8%; tundlikkus 81,8%). Faktor „veekogu tüüp“ säilitas oma olulisuse mudelis, kuhu olid lisatud teised ühetunnuselises analüüsis oluliseks tulnud faktorid (N=155; koef. =-2,75; $p<0,001$). Teisi faktoreid mitmetunnuselisest mudelist eemaldades säilitas „veekogu tüüp“ samuti oma olulisuse.

Analüüsides harivesiliku esinemist eraldi nii looduslikes kui rajatud/taastatud veekogudes ennustas liigi leidumist rajatud või taastatud veekogudes kõige paremini 2 võrdselt head mitmetunnuselist regressioonimudelit: (1) „vee värvus“ (selge vesi positiivne) + „lähim harivesiliku leiuga veekogu“ (väiksem kaugus positiivne) (AIC=78,44; AUC=0,81; tundlikkus 73,9%; spetsiifilisus 94,1 %); (2) „põllu osakaal 500 m raadiuses“ (väiksem osakaal positiivne) + „lähim harivesiliku leiuga veekogu“ (väiksem kaugus positiivne) (AIC=79,7; AUC=0,88; tundlikkus 78,3%; spetsiifilisus 88,2 %). Looduslike veekogude mitmetunnuselistes regressioonanalüüsides ei ilmnenud ühtki mudelit, kus mitu faktorit oleks säilitanud oma olulisuse. Ühtunnuselitest analüüsides osutus parimaks faktorit „piirkond“ sisaldav mudel (AIC=40; AUC=0,83; tundlikkus 100%, spetsiifilisus 64,1%). Veekogu või maastiku parameetreid sisaldavatest mudelitest osutus parimaks faktorit „veekogu põhi“ (savine põhi eelistatud) sisaldav mudel (AIC=48,68; AUC=0,79; tundlikkus 77,8%, spetsiifilisus 70,3%).

Tabel 4. Kirjeldatud tunnused ja nende seos harivesiliku munade ja vastsete esinemisega ($p \leq 0,15$; ↓ negatiivne mõju; ↑ positiivne mõju)

Tunnus	N	χ^2	p	Mõju suund
Veekogu tüüp	155	36,05	< 0,01	
looduslik	74			↓
rajatud	81			
Piirkond	155	49,11	< 0,01	
Haanja	56			↑
Lääne-	15			↑
Viru,Peipsi				
Otepää	35			↑
Karula	49			
Veekogu pindala (m ²)	151	12,01	< 0,01	↓
Madalaveeline osa (m)	147	9,07	< 0,01	↓
Vee max sügavus (m)	147	1,51	0,22	↑
Kalda kalle (°)	154	0,51	0,47	↑
Põhi	154	31,50	< 0,01	
turvas	19			↓
muda	66			↓
savi ja liiv	69			
Veevärv	153	3,86	0,05	
selge ja pruun	131			↑
mudane	22			
Karjatamine 0/1	155	3,37	0,07	
0	130			↑
1	25			
Vari (%)	154	2,22	0,14	↓
Köögililjaaed 50 m 0/1	155	0,054	0,82	
0	142			↓
1	13			
>1m vee-taimestik (%)	155	4,40	0,04	↓

Tunnus	N	χ^2	p	Mõju suund
<1m veetaimestik (%)	155	6,89	< 0,01	↓
Ujuv taimestik (%)	155	0,86	0,35	↑
Veetalune taimestik (%)	155	2,80	0,09	↑
P. fuscus 0/1	155	1,26	0,26	
0	138			↑
1	17			
Teiste kahepaiksete liikide arv	155	0,24	0,62	↑
Kaugus metsani (m)	155	1,08	0,30	↑
Rohumaa osa- kaal 500 m (%)	155	2,82	0,09	↓
Metsa osakaal 500 m (%)	155	6,17	0,01	↑
Põllu osakaal 500m (%)	155	2,82	0,09	↓
Põllu osakaal 100 m (%)	155	9,52	< 0,01	↑
Rohumaa osakaal 100 m (%)	155	0,11	0,74	↓
Metsa osakaal 100 m (%)	155	1,22	0,27	↓
Madal soo osa- kaal 100 m (%)	155	16,25	< 0,01	↓
Kaugus lähima harivesiliku leiuga tiigini (m)	155	44,92	< 0,01	↓

Tabel 5. Harivesiliku ühetunnuselises analüüsis $p \leq 0,15$ tunnuste korrelatsioonid. Olulisusväärtused leitud Spearmani korrelatsiooniga (pidevad tunnused), χ^2 testiga (diskreetsed muutujad) või Mann-Whitney U-testi või Kruskal-Wallise testiga (diskreetse ja pideva tunnuse kombinatsiooni korral): * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tunnus	Seotud tunnus
Veekogu tüüp	pindala***, madal***, põhi***,värv**,kari**,vari**, alla 1 m taimed***,põld500*, põld100***,soo100***, lähim hv-ga veekogu***
Piirkond	madal vesi*,värv**,kari**,üle*,veealune taimestik***,põld500**,mets500***, põld100**,soo100***, lähim hv-ga veekogu***
Veekogu pindala	tüüp***, põhi**,üle 1 m taimed*,alla 1 m taimed***, soo 100m***
Madalaveeline osa	ala*, alla 1 m taimed*, soo 100m**, lähim harivesilikuga veekogu*
Põhi	tüüp***, pindala**,kari*,vari**,üle1 m taimed*,alla 1 m taimed***, põld500*, põld 100**,soo 100m***,lähim harivesilikuga veekogu**
Veevärv	tüüp**, ala**,kari***,alla1**,üle 1 m taimed**
Karjatamine	tüüp**,ala**,põhi*,värv***,mets 500**
Vari	tüüp***,põhi**,üle 1 m taimed*,põld500**,põld 100**,soo 100m*
>1m veetaimestik	pindala*,põhi*,vari*,värv**,alla 1 m taimed***
<1m veetaimestik	tüüp***,pindala***,värv**, põld 100*, soo 100***
Veealune taimestik	ala***
Põllu osakaal 500 m	tüüp***,ala***,põhi*,vari**,mets500***, põld 100***, soo 100**
Rohumaa osakaal 500 m	mets500***,lähim harivesiliku leiuga veekogu*
Metsa osakaal 500 m	ala***,kari***,põld 500***, rohi500***,põld 100***,lähim*
Põld 100 m	tüüp***,ala***,põhi***,vari**,alla1 m taimed*,põld500***, mets500***, soo 100***
Madalsoo 100 m	tüüp***,ala***,pindala***,madal vesi**,põhi**,vari*,alla 1 m taimed***, põld500**,põld 100***, lähim harivesiliku leiuga veekogu***
Kaugus lähima harivesiliku leiuga tiigini	tüüp***,ala***,madal vesi*,põhi**,rohi500*,mets500*,soo100***

Harivesiliku sigimist (munade/vastsete leidumist) ja peamisi veekogust leitud taimeperekondi analüüsides (joonis 3), ilmnes positiivne seos kahe taimeperekonnaga: penikeel (*Potamogeton*) ($\chi^2=4,8$; $df=1$; $p=0,03$) ja parthein (*Glyceria*) ($\chi^2=4,6$; $df=1$; $p=0,03$) ning negatiivne seos perekonnaga tarn (*Carex*) ($\chi^2=5,0$; $df=1$; $p=0,03$). Looduslikud ja spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogud erinesid nende perekondade esinemise poolest: partheina ja penikeelt leidis rohkem taastatud/rajatud veekogudes (vastavalt: $\chi^2=11,2$, $df=1$, $p<0,001$; $\chi^2=21,7$, $df=1$, $p<0,01$), tarna aga enam looduslikes veekogudes ($\chi^2=13,2$, $df=1$, $p<0,01$). Samas ei seletanud ükski neist taimeperekondadest eraldi ega ka kõik koos veekogu tüübi mõju harivesiliku esinemisele.

3.3. Kahepaiksete liigirikkust mõjutavad tunnused

Ühetunnuselise regressioonianalüüsi tulemusel selgus, et kahepaiksete liigirikkust mõjutavavad oluliselt mitmed veekogu ja maastiku tunnused (tabel 6 ja 7). Kahepaiksete liikide arvu prognoosimisel osutus domineerivaks faktoriks „veekogu tüüp“, millega koos kaotasid teised faktorid mitmetunnuselises analüüsis oma olulisuse. Liigirikkuse regressioonianalüüsis muutus faktor „veekogu tüüp“ oluliseks, kui mudelist, kuhu olid lisatud kõik ühetunnuselises analüüsis oluliseks tulnud tunnused, eemaldati faktor „soo“ (faktori „veekogu tüüp“ statistikud, tüüp 'looduslik': $N=85$; $koef.=-0,2$; $p<0,01$) või faktor „vari“ (faktori „veekogu tüüp“ statistikud, tüüp 'looduslik': $N=85$; $koef.=-0,2$; $p=0,02$). Kui regressioonianalüüsi kaasati kahepaiksete liigirikkuse andmed ilma mudakonna ja harivesilikuta, leiti et faktor „veekogu tüüp“ enam oluliseks ei osutunud ($N=169$; $koef.=-0,07$; $p=0,35$).

Tabel 6. Kirjeldatud tunnused ja nende seos kahepaiksete liigirikkusega ($p \leq 0,15$; ↓ negatiivne mõju; ↑ positiivne mõju)

Tunnuse kirjeldus	t	p	Mõju suund
Veekogu tüüp			
looduslik (rajatud)	-3,6	<0,01	↓
Piirkond			
Haanja			
Lääne-Viru, Peipsi	-1,8	0,07	↑
Otepää	-1,3	0,20	↓
Karula	-2	0,05	↑
Veekogu pindala (m ²)	0,8	0,43	↑
Madalaveeline osa (m)	0,3	0,75	↑
Vee max sügavus (m)	1,9	0,06	↑
Kalda kalle (°)	-1,9	0,06	↓
Põhi			
turvas	1,0	0,34	↑
savi (muda)	3,3	< 0,01	↑
Veevärv			
selge (mudane)	2,4	0,01	↑
Karjatamine 0/1			
1	0,2	0,82	↑
Vari (%)	-2,4	0,02	↓
Köögililjaaed 50 m 0/1			
1	-0,7	0,49	↓
Liiv 50 m 0/1			
1	-0,1	0,90	↓

Tunnuse kirjeldus	t	p	Mõju suund
>1m veetaimestik (%)	0,4	0,71	↑
<1m veetaimestik (%)	-0,9	0,35	↓
Ujuvtaimestik (%)	0,3	0,76	↑
Veealune taimestik (%)	0,9	0,40	↑
Kaugus metsani (m)	<-0,1	0,92	↓
Põllu osakaal 500m (%)	-0,1	0,95	↓
Rohumaa osakaal 500m (%)	1,4	0,17	↑
Metsa osakaal 500m (%)	-0,2	0,81	↓
Põld 100 m (%)	2,2	0,03	↑
Rohumaa 100 m (%)	0,3	0,80	↑
Mets 100 m (%)	<0,1	0,98	↑
Madal soo 100 m (%)	-2,2	0,03	↓
Kalad	1	-2,0	0,05 ↓

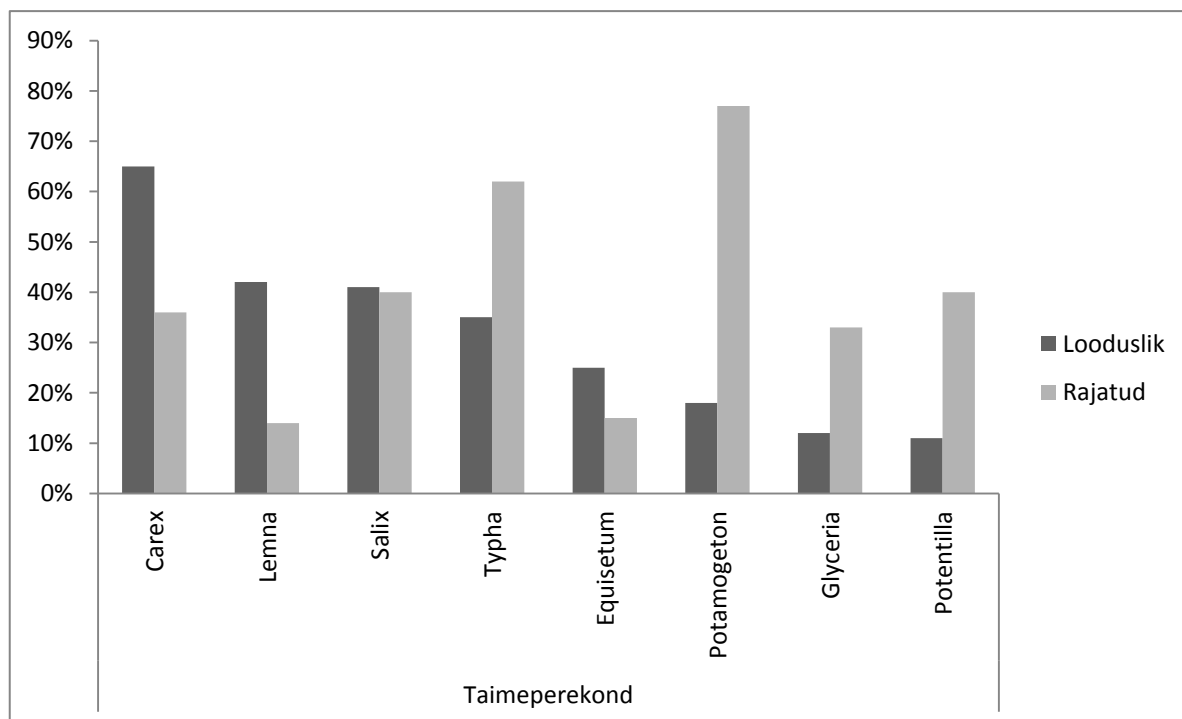
Tabel 7. Liikide arvu ühetunnuselises analüüsis $p \leq 0,15$ tunnuste korrelatsioonid. Olulisusväärtused leitud Spearmani korrelatsiooniga (pidevad tunnused), χ^2 testiga (diskreetsed muutujad) või Mann-Whitney U-testi või Kruskal-Wallis testiga (diskreetse ja pideva tunnuse kombinatsiooni korral): * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tunnus	Seotud tunnus
Veekogu tüüp	põhi***,kala*,sügavus***,vari***,põld 100m***, soo 100m***
Piirkond	sügavus**,põld 100 m**
Vee max sügavus	tüüp***,piirkond**
Põhi	tüüp***,kalad*,vari*,põld 100m*
Vari	tüüp***,põhi*,põld 100 m**, soo 100m*
Põld 100m	tüüp***,piirkond***,põhi*,vari*,soo 100m***
Soo 100m	tüüp***,vari*,põld 100m***
Värv	Tüüp*, piirkond**
Kalda kalle	Tüüp***, piirkond*,vari*
Kalad	tüüp*,põhi*

3.4. Väikeveekogu vanus

Analüüsidest erinevatel aastatel taastatud/rajatud väikeveekogusid, leiti et ei mudakonna kulleste esinemine ($N=78$; $AIC=71$; $p=0,09$) ega ka harivesiliku vastsete ja munade esinemine ($N=81$; $AIC=60$; $p=0,11$) polnud prognoositav veekogu vanuse kaudu. Samuti ei leitud ei harivesiliku ega mudakonna analüüsidest koosmõju veekogu rajamisaasta ja lähima selle liigi leiuga veekogu kauguse vahel (harivesilik $N=81$; $AIC=55$, $p=0,80$; mudakonn $N=78$; $AIC=72,3$; $p=0,39$).

Kahepaiksete liigirikkus oli ühetunnuselises analüüsis vanemates veekogudes suurem ($N=82$; koef.=0,03; $p=0,03$), kuid kui mudelisse lisati faktor „piirkond“, siis faktor „vanus“ enam oluliseks ei osutunud (muutuja vanus statistikud: $N=82$; koef.=0,004; $p=0,81$). Veekogu vanus korreleerus positiivselt veekogu taimestiku katvusega: üle 1 m taimestik ($N=85$, $r_s=0,45$, $p<0,01$), alla 1m taimestik ($N=85$, $r_s=0,36$, $p<0,01$), ujuv taimestik ($N=85$, $r_s=0,44$, $p<0,01$), veealune taimestik ($N=85$, $r_s=0,5$, $p<0,01$).



Joonis 3. Peamised soontaimede perekonnad eri tüüpi veekogudes.

4. Arutelu

4.1. Looduslikud ja spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogud kahepaiksete sigimispaidadena

Magistritööst selgus, et looduslikud väikeveekogud erinesid kahepaiksetele spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogudest mitmete tunnuste poolest. Nad olid: (1) oluliselt varjulisemad kui taastatud/rajatud veekogud, mis asusid enamasti päikesepaistel; (2) suurepindalisemad; (3) suurema madala vee tsooniga; (4) orgaanilisema põhjasubstraadiga ning (5) rohkema madala (alla 1 m) taimestikuga. Nende ümbruses oli rohkem metsa ning vähem põllumaad ja karjatamist.

Looduslikele veekogudele iseloomuliku varjulisuse ja suurema võrade liitusega seostub mitmeid teisi kahepaiksete jaoks olulisi veekogu omadusi nagu veetemperatuur, lahustunud hapniku sisaldus ning toidubaas (Skelly 2001). Varjulised veekogud on madalama veetemperatuuriga, mis pärsib kahepaiksete arengukiirust (Stevens et al. 2006; Schiesari 2006). Perifüütoni kooslused, mis pakuvad kahepaiksetele olulist toidubaasi, on päikesele avatud veekogudes mitmekesisemad ja produktiivsemad (Skelly et al. 2002) ning kõrgema toitaineväärtusega (Schiesari 2006). Taastatud/rajatud veekogude mineraalsem põhjasubstraat (savi, liiv) looduslike veekogudega võrreldes tuleneb osalt sellest, et veekogude rajamisel ja nende taastamisel eemaldatakse kogu orgaaniline sete kuni mineraalse substraadini (Rannap et al. 2009a). See tagab vee kõrgema hapnikusisalduse ja läbipaistvuse. Kuigi looduslike veekogude suurem pindala ning ulatuslikum madalaveeline kaldaala peaksid kahepaiksetele sobima, tagades pikema hüdroperioodi, erinevad mikroelupaigad ning arenguks sobiliku kiiresti soojeneva veekeskkonna, ei pruugi nende tunnuste positiivne mõju looduslike veekogude suure varjulisuse tõttu avalduda. Madala, alla 1 m taimestiku ohtrus looduslikes veekogudes võib olla seotud veekogude hooldamise (kaldaala karjatamine, niitmine) puudumise ning looduslike veekogude suurema madalaveelise ala osakaaluga, kus on sobivad tingimused makrofüütide kasvuks.

Looduslike veekogudega võrreldes, mis paiknesid enamasti metsaaladel, asusid taastatud/rajatud veekogud suurema inimõjuga avamaastikes. Põhjus, miks looduslikud veekogud on avatud maastikest kadunud, võib olla seotud nendel aladel läbi viidud maaparandustöödega. Taastatud/rajatud veekogude lähiümbruses oli küll rohkem põllumaad ja vähem metsa ning nende läheduses oli rohkem karjatamist, kuid arvestades kahepaiksete liigirikkust ning haruldaste kahepaiksete esinemist neis veekogudes, pole inimõju neil aladel kahepaiksete jaoks ilmselt liiga intensiivne (Rannap et al. 2015). Varasemates töödes on ka näidatud, et mitmed kahepaikseliigid eelistavad mosaiikseid (rohumaa-metsamaa) poollooduslikke maastikke, mida Euroopas üha vähemaks jääb (Rannap et al. 2009).

Olgugi, et kobraсте tekitatud häiringud loovad spetsiifilise veerežiimiga veekogusid, ei erinenud kobraсте üle ujutatud alad ja teised looduslikud veekogud uuritud haruldaste kahepaiksete esinemise poolest. Harivesilik eelistas rajatud veekogusid looduslikele veekogudele ning ka kahepaiksete liigilise mitmekesisuse seisukohast olid taastatud/rajatud veekogude tingimused optimaalsemad. Ka varasemad uuringud on näidanud, et Eestis on väikeveekogude taastamisel ja rajamisel olnud oluline mõju harivesiliku arvukuse tõusule (Rannap et al. 2009a; Soomets et al. 2016). Pärast kolm aastat kestnud veekogude taastamist ja rajamist tõusis harivesiliku arvukus neil aladel 2,5 korda (Rannap et al. 2009a), kusjuures peamised taastatud/rajatud veekogude asustamist mõjutavad tunnused olid mosaiikse maastiku (mets-niit) olemasolu veekogust 50 m raadiuses ja veealuse taimestiku olemasolu.

Kahepaiksete liigirikkust mõjutas rajatud veekogudele omane päiksele avatus ning soiste alade puudumine veekogude lähiümbruses. Põhjuseid, miks sellised tingimused kahepaiksete liigirikkust mõjutavad, on käsitletud järgmistes peatükkides.

4.2. Mudakonna nõuded sigimispaiigale

Mudakonna kulleste esinemistõenäosust väikeveekogus seletasid eelkõige kalade puudumine ning veekogu lähiümbruse maastiku- ja pinnaseomadused. Mudakonn eelistas

sigimispaigana kalavabasad veekogusid, mis asusid avatud liivastel aladel. Veekogu ümbruse maastiku- ja pinnaseomadused on mudakonna sigimise seisukohast olulised, sest täiskasvanud isendid püsivad sigimisveekogu läheduses ning alampopulatsioonide vaheline isendite vahetus on väike (Hels 2002). Mudakonna keskmine liikumisdistsants sigimisveekogust on teadaolevalt vaid 200 m (Nielsen & Diege 1995), maksimaalne kaugus 500 m (Hels 2002).

Arvestades eelnevaid uuringuid, oli kalade negatiivne mõju mudakonna sigimisele käesolevas töös ootuspärane. Kalade negatiivset mõju mudakonna ellujäämusele ja levikule on näidatud nii Eestis (Rannap et al. 2009a, 2013, 2015) kui Rootsis (Nyström et al. 2002). Mudakonna kulesed on röövkalade suhtes tundlikud ka seetõttu, et nende areng kestab kaua — Eestis 3-3,5 kuud (Rannap et al. 2013). Samuti pole tõestatud, et mudakonn suudaks kiskja kohaloluga morfoloogiliselt kohaneda (seda erinevalt rohukonnast ja rabakonnast; Lardner 2000).

Käesolevas uuringus leitud liivase pinnase või kerge lõimisega mulla tähtsust mudakonna elu- ja sigimispaiga valikul on kinnitanud ka mitmed varasemad uuringud (Eggert 2002; Nyström et al. 2007; Rannap et al. 2013; Carisio et al. 2014). Mudakonna täiskasvanud isendid on öise eluviisiga ning veedavad päeva pinnasesse kaevunult, vajades selleks sobivat mullastiku struktuuri. Kerge lõimisega liivasesse mulda on mudakonnal kerge kaevuda. Itaalias läbi viidud uuringus leiti, et kuigi mudakonn pole oma elupaiga suhtes eriti valiv, siis erandiks on just vajadus kaevumist võimaldava liivase pinnase järele (Carisio et al. 2014). Varem Eestis läbi viidud uuringus leiti, et lisaks veekogu omadustele oli just liivane pinnas määrav mudakonna sigimispaiga valikul (Rannap et al. 2013).

Ainus maastikutunnus, mis käesolevas uuringus mudakonna esinemist ennustas, oli metsa osakaal veekogu lähiümbruses — avatud aladel asuvad veekogud olid sigimispaigana eelistatud. Mitmed uurimused on kinnitanud, et mudakonnale sobivad maismaaelupaikadena avatud alad ning tiheda ja raskestiläbitava alusrindega metsa-alasid mudakonnad väldivad (Kauri 1947; Eggert 2002; Eggert et al. 2006; Rannap et al. 2015). Uuringus, milles võrreldi mudakonna sigimisveekogusid Taanis, Hollandis ja Eestis, leiti, et just Eestis on lehtmetsal negatiivne mõju mudakonna sigimispaiga valikule (Rannap et al. 2015). Autorid seostavad

seda laialdase avatud maastike võsastumisega, mis Eestis on võrreldes kahe eeltoodud riigiga oluliselt intensiivsem. Samas on liigi elupaiganõuded levila piires väga erinevad ning kui Lääne-Euroopas asustab mudakonn valdavalt avatud põllumajanduspiirkondi, siis oma levila servaaladel (läänes ja põhjas) saab liik edukalt hakkama ka metsastel aladel (Nyström et al. 2002; Rannap et al. 2013). Kui suurte avatud alade vältimist seostatakse kahepaiksete puhul suurema veekaotuse võimalusega neil aladel (Skelly et al. 2002), siis oma kaevuva eluviisi tõttu ei pruugi mudakonnale see nii suurt ohtu kujutada.

Ühetunnuselises analüüsis selgus lisaks, et veekogu lähiümbruses (100 m raadiuses) on põllu olemasolu mudakonna jaoks soodne ning ka karjatamine on liigi jaoks positiivne. Põldude positiivset mõju on seostatud liigi toitumiseefektiivsusega, mis on tunduvalt parem viljapõllul kui söötis maal (Tobias et al. 2001). Siiski on eelnevad uurimused näidanud, et mudakonnale sobivad vaid ekstensiivselt majandatud põllud ning intensiivselt majandatud põllumajandusmaastikel selline mõju puudub (Rannap et al. 2015). Autorid seostavad seda mitte ainult putukate erineva levikuga neil aladel, vaid ka toiduobjektide parema märkamisega põllumajandusmaastikul. Mõõduka majandamisega põllumaa võib mudakonnale sobida ka kaevumiseks. Töös oluliseks osutunud mõõdukas karjatamine aitab hoida sigimisveekogud kinni kasvamast ning on seotud ka mudakonna jaoks sobilike avatud maastike püsimisega veekogu ümbruses.

Mudakonna sigimisveekogu valikul oli positiivne mõju läheduses asuvatel teistel veekogudel, kus leidis mudakonna. Seega on veekogude ruumiline paiknemine liigi populatsiooni püsimiseks olulise tähtsusega (Rannap et al. 2015). Kuigi mudakonna on peetud paigatruuks liigiks, on samas näidatud, et vähesed kaugemale liikuvad isendid võivad siiski tagada metapopulatsiooni püsimise (Hels 2002). Teiste kahepaikseliikide näitel on leitud, et just noorjärgus isendid on peamised levijad, kes tagavad alampopulatsioonide vahelise ühenduse säilimise (Sinsch 1992 (*Bufo calamita*); Sjögren Gulve 1994 (*Rana lessonae*)).

4.3. Harivesiliku nõuded sigimispaiigale

Harivesilik eelistas sigimispaiikadena kahepaiksetele spetsiaalselt taastatud/rajatud kaladeta veekogusid. Lisaks oli liik oma levila piires ebahühtlaselt levinud — kõige rohkem leidis liiki Haanja looduspargi ja Setomaa veekogudes, kõige vähem aga Karula veekogudes. Veekogu tüübi mõju ei olnud taandatav ühelegi teisele analüüsitud faktorile ega nende kombinatsioonile. Seega peaks olema veel teisi tegureid, mis määravad veekogu tüübi mõju harivesiliku sigimisele, kuid mida antud uuringu käigus ei mõõdetud.

Kalade limiteerivat või negatiivset mõju harivesiliku esinemisele on näidanud mitmed varasemad uuringud (Beebe 1985; Morand & Joly 1995; Reshetnikov 2003; Rannap et al. 2012). Kalad mõjutavad vesilike arvukust nende erinevates arengujärgkutes – kui suuremad liigid söövad nii vesilike täiskasvanud isendeid kui vastseid, siis väiksemad toituvad munadest ning vastsetest (Denoël & Ficetola 2008). Erinevalt teistest vesiliku liikidest puudub harivesilikul kiskjate juuresolust tingitud morfoloogiline või elukäiguga seotud plastilisus (Schmidt & Van Buskirk 2001).

Taastatud ja rajatud veekogudes ennustas harivesiliku sigimist kõige paremini nii selge vee kui läheduses asuvate teiste harivesiliku leiuga veekogude olemasolu. Looduslikes veekogude puhul ennustas liigi esinemist kõige paremini savise põhjasubstraadi olemasolu. Isendite väike liikumisraadius ning paigatruudus on tõenäolised põhjused, miks harivesiliku esinemise seisukohast oluline, et läheduses oleks teisi, lättena toimivaid veekogusid, kust harivesilikud levida saaksid. Sarnaselt mudakonnale on harivesilik elupaigatruu ning püsib valdavalt oma sigimispaiiga läheduses. Harivesiliku tüüpiline liikumisraadius on 20 – 60 m veekogust (Jehle 2000; Jehle & Arntzen 2000), teistel andmetel jääb enamik harivesilikke 250 m raadiusesse sigimisveekogust (Langton et al. 2001). Kaugemal kui 1000 m asuva veekogu asustamiseks võib harivesilikul kuluda mitmeid aastaid (Langton et al. 2001). Nii savise põhja kui selge veega veekogude eelistamist on kinnitanud ka varasemad harivesiliku sigimispaiiga eelistuste uuringud (Edgar & Bird 2006; Bastyt 2008; Rannap et al. 2009b,

2012). Selge vesi on oluline nii harivesiliku paaritumiskäitumiseks kui toitumiseks ning savine põhi tagab enamasti ka läbipaistva ja selge vee (Rannap et al. 2009b).

Kuna harivesilikud kasutavad veetaimi munade kinnitamiseks, siis oli liigi sigimine prognoositav konkreetsete taimeperekondade esinemise kaudu. Soositud olid nii penikeel (*Potamogeton*) kui parthein (*Glyceria*). Nii penikeele (Gustafson et al. 2006) kui partheina perekonna (Miaud 1995; Sztatecsny et al. 2004) puhul on varem näidatud nende soodsat mõju harivesiliku sigimispäiga valikule. Mõlemal liigil on veealused lehed, mille külge harivesilik saab oma munad kinnitada (Gustafson et al. 2006). Harivesilik eelistab munemiseks lehti, mida saab muna kaitseks kergelt kokku voltida (Miaud 1994). Kuna röövluskoormus harivesiliku munadele on suur ning munade ellujäämus võib olla vaid 3-16 %, pakub munade mässimine taimelehte kaitset veeseligrootute ja teiste vesilike eest (Miaud 1994, 1995). Lisaks pakuvad veetaimed varjupaika röövloomade eest. Veealuse või ujuvtaimestiku tähtsust harivesiliku sigimispäiga valikul kinnitavad ka varasemate uurimuste tulemused (Cooke & Frazer 1976; Beebe 1977; Bastyt 2008; Rannap et al. 2009a).

4.4. Kahepaiksete liigirikkust mõjutavad veekogu ja maastiku tunnused

Veekogu tüübil oli kahepaiksete liigirikkusele oluline mõju – rohkem kahepaiksete liike sigis rajatud või taastatud veekogudes. Samas kaotas tunnus „veekogu tüüp“ oma olulisuse, kui valimist jäeti välja mudakonn ja harivesilik, mistõttu võib taastatud/rajatud veekogude suuremat kahepaiksete mitmekesisust seostada just nende haruldaste liikide elupaiganõudlusega. Teisalt osutab see sellele, et looduslikel veekogudel on samaväärne tähtsust enamlevinud kahepaiksete liikidele. See tulemus kinnitab varem kahepaiksetega tehtud uurimuse tulemust, mille kohaselt niši positsioon on haruldaste liikide jaoks määrava tähtsusega (Rannap et al. 2009b). See tähendab, et kohalikul tasandil haruldased ressursid (mida on veekogude rajamisel silmas peetud: nt kalade puudumine, kvaliteetse maismaaelupaiga olemasolu, mineraalne põhjasubstraat) on haruldase kahepaikse püsijäämiseks olulised, samas kui enamlevinud liigid saavad hakkama ka rohkem kättesaadavaid ressursse kasutades.

Ühteunnuselisest regressioonianalüüsist selgus ka, et kahepaiksete liigirikkus oli suurem kaladeta veekogudes, millel oli savi- või liivapõhi ning mida ümbritses põllumaa ning puudusid soised alad. Samuti erinesid liigirikkuse poolest Eesti eri piirkonnad. Nii olid Karula veekogud Haanja veekogudest liigirikkamad. Nii niši- kui metapopulatsioonide teooria valguses on huvitav, et veekogu pindala mõju kahepaiksete liigirikkusele töös ei tuvastatud. Samas on teisigi uurimusi, milles näidatud, et veekogu suurem pindala ei tähenda tingimata suuremat liigirikkust. Pigem on oluline veekogu optimaalne suurus, mis ühest küljest tagaks, et veekogu kahepaiksete arengu ajal ära ei kuivaks, samas aga oleks kaladele sobimatu (Semlitsch 2015).

Rajatud või taastatud veekogude eelistamine kudemispaikadena tulenes eelkõige nende päiksele avatusest ning paiknemisest aladel, kus puudusid sood. Kuna veekogu päiksele avatus mõjutas oluliselt kahepaiksete liigirikkust, siis võib seda tunnust pidada üheks olulisemaks kahepaiksete sigimispäiga valikut määravaks faktoriks (Schiesari 2006; Skelly 1999), seda eriti liikide levila põhjaosas (Rannap et al. 2012). Kuigi leidub ka kahepaiksete liike, kes sigivad varjulisemates tingimustes, mõjub veekogu avatus päiksele enamasti soodsalt nii kahepaiksete kudu ja kulleste arengule kui ellujäämisele (Werner & Glennemeier 1999). Varjulistes veekogudes leidub vähem lahustunud hapnikku, mis toob kaasa hüpoksia ohu ning aeglustab kahepaiksete vastsete kasvu (Smith 1997). Kuna päikese eest varjatud veekogudes on fotosünteesi intensiivsus väiksem, leidub neis ka vähem kahepaiksete vastsetele sobivat toitu. Avatud veekogudes on rohkem vastseile sobivat fütoplanktonit ning epifüütseid vetikaid, samas kui varjulistes puudega ääristatud veekogudes on enam detriidipõhist elustikku, eriti baktereid ning seeni, mis seotud lehtede lagundamisega (Werner & Glennemeier 1999). Lisaks mõjutab veekogu varjulisus liikidevahelisi konkurentsisuhteid — kui suurtes päikesele avatud veekogudes pole liikidevaheline konkurents liigirikkuse seisukohast oluline, siis väikestes veekogudes, kus asustustihedus suurem ning ressursse vähem, on see oluline liigilise mitmekesisuse mõjutaja (Werner et al. 2007).

Soiste alade happeline vesi võib olla kahepaiksete arenguks ebasobiv (Rannap & Briggs 2006). Happelistes veekogudes on sageli madalam lahustunud hapniku kontsentratsioon, millega kaasneb hüpoksia oht nii kahepaiksete täiskasvanud isenditele kui kullestele (Bickler

& Buck 2007). Käseoleva uurimuse haruldasemate liikide — mudakonna ja harivesiliku — jaoks pole soised alad sobilikud veel seetõttu, et esimene neist vajab liivast pinnast kaevumiseks (Rannap et al. 2013), teine aga eelistab maismaaelupaigana metsa ja rohumaa mosaiiki, mis pakub parimaid toitumis- ning varjevõimalusi (Rannap et al. 2009b).

4.5. Veekogude vanus kahepaiksete sigimist mõjutava tegurina

Kuigi mudakonna sigimise ja taastatud/rajatud veekogude vanuse vahel seost ei leitud, on siiski märkimisväärne, et mudakonna kulleseid üle 9 aasta vanustes veekogudes ei leidunud. Kui Lõuna-Rootsis (Nyström et al. 2002) ja Hollandis (Strijbosch 1979) tehtud uuringutest selgus, et mudakonn eelistab hilisemas suktessioonistaadiumis veekogusid, siis Eestis läbi viidud uuring näitas, et mudakonn väldib üle 7 aasta vanuseid veekogusid (Soomets et al. 2016).

Töös testiti ka veekogu vanuse mõju kahepaiksete liigirikkusele, kuna võiks eeldada, et veekogude vanuse suurenedes kasvab ka liikide levimispotentsiaal. Lisaks võivad kindla suktessioonistatusega veekogus olla mitmekesisemad tingimused (mikroelupaikade rohkus), mis võimaldavad erinevate elupaigavajadustega liikidel koos elada. Töös leitud taimeistiku katvuse ning veekogu vanuse vaheline positiivne seos võiks sellele ka osutada. Kuna eri piirkondadesse oli veekogusid rajatud eri aastatel, ei õnnestunud käesolevas töös siiski veekogu vanuse piirkonnast sõltumatut mõju tuvastada.

4.6. Kaitsekorralduslikud järeldused

Töös saadi kinnitust, et väikeveekogude rajamine ohustatud kahepaiksete tarbeks on end Eestis õigustanud (vt ka Rannap et al. 2009a). Spetsiaalselt veekogusid rajades õnnestub tagada tingimused, mida vajavad just spetsiifilisema elu- ja sigimispaigaeelistusega kahepaiksed ning mis on olulised ka kahepaiksete liigirikkuse jaoks. Käesolevas töös näidati, et väikeveekogu päikesele avatuna hoidmine tagab soodsad tingimused nii haruldastele kahepaiksetele kui suurendab ka ülejäänud kahepaiksete mitmekesisust. Samas kalade

puudumine ja veekogu savine või liivane põhi olid olulised just haruldaste liikide sigimistingimuste tagamisel. Seega tuleks kahepaiksetele spetsiaalselt taastatud/rajatud veekogude hooldamisel hoiduda nii kalade introductseerimisest kui eemaldada osa makrofüüte (hundinui, pajud) ja kaldaäärset võsa, et vältida veekogu varjuliseks muutumist ja kinnikasvamist. Kinnitust leidis seegi, et soodsalt on mõjunud veekogu kaevamine või setetest puhastamine mineraalse põhjasubstraadini (savi või liiv), mis tagab veekogu selge vee. Kui veekogusid rajatakse konkreetseid liike silmas pidades, on oluline veekogu rajamiseks sobiva asupaiga valik, arvestades liigi senist levikut ning elupaiganõudeid. Käesolevas uurimuses saadi kinnitust, et mudakonna jaoks ei olnud esmatähtsad mitte veekogu enda omadused, vaid just avatud liivaste maismaa-alade olemasolu veekogu ümbruses.

Olgugi, et looduslikud veekogud polnud kahepaiksete jaoks optimaalseimate omadustega, kasutati neid siiski sigimiseks. Ilma ohustatud liikide, mudakonna ja harivesilikuta, ei erinenud ka looduslike ja taastatud/rajatud veekogude kahepaiksete mitmekesisus. Seega, meie maastikes tavalisematele ja laialt levinud liikidele on looduslikud veekogud siiski olulisteks sigimispaikadeks, mille omadusi tuleks optimaalsemateks muuta. Lisaks võiks ka mudakonna ja harivesiliku kaitse korraldamisel pöörata tähelepanu looduslike veekogude kui potentsiaalsete sigimispaikade säilitamisele ja seisundi parandamisele. Paljud väikeveekogud on küll kuivendustööde käigus muutunud kahepaiksetele sobimatuks, samuti on vähenenud nende mitmekesisus (Suislepp et al. 2011), kuid veel rikkumata veerežiimiga, piisavalt avatud ja kalavabu veekogusid tuleks haruldaste kahepaiksete areaalides säilitada. Seejuures on oluline tähele panna, et sama tekkeviisiga looduslikud veekogud võivad sõltuvalt nende suktsessiooniastmest ja kasutusest olla kahepaiksete jaoks erineva väärtusega. Käesolevas töös uuriti veekogu vanuse mõju kahepaiksete sigimisele küll rajatud veekogude näitel, kuid varasemad uurimused on näidanud, et kopraveekogude puhul tuleks nt säilitada just vanemaid kopraveekogusid, mis võrreldes noorematega on avatumad ning soojema veega (Stevens et al. 2006). See võiks tähendada ka kahe loomarühma — kobra- ning kahepaiksete — vajaduste ühist käsitlemist looduskaitsemeetmete planeerimisel.

Looduslike veekogude puhul võib ka mõni üksik, hooldusega kergelt muudetav, tegur tagada kahepaiksetele soodsad sigimistingimused. Nii võiks kahepaiksetele potentsiaalselt sobivates

looduslikes väikeveekogudes eemaldada veekogu ümbrusest võsa ning sulgeda kraavid ja kanalid, mis võimaldavad kaladele ligipääsu veekogule. Mõnel juhul võib veekogu seisundit parandada ka kuivenduseelse veerežiimi taastamine (Suislepp et al. 2011). Kuna uuritud haruldased kahepaiksed on Eestis ebaühtlaselt levinud (harivesilikku leidis enim Seto- ja Haanjamaal, mudakonna Peipsi piirkonnas ja Lääne-Virumaal), siis kaitse planeerimisel tasuks tähelepanu pöörata just nende piirkondade looduslike veekogude hoiule ning seisundi parandamisele.

Arvestades töös välja tulnud suurt erinevust rajatud ja looduslike veekogude omaduste (nt veekogu suurus, avatud vee osakaal) vahel, võib arvata, et eri tüüpi veekogud toimivad üksteise alternatiivide ja täiendajatena ka muutuvates keskkonnatingimustes (ilmastik, kiskjate olemasolu või ligipääs veekogule). Harivesiliku näitel ilmnes, et looduslikes ja rajatud/taastatud veekogudes võivad liigi esinemist enim mõjutavad tegurid erineda. Arvestades, et looduslikud veekogud olid valdavalt suurema pindalaga, võiks eeldada, et põuastel aastatel säilitavad nad vähemalt osa oma veest. Samuti võivad looduslikud veekogud osutada „päästerõngaks“, kui põllumajandusliku tegevuse intensiivsus suureneb ning rajatud veekogud reostuvad või sobivad maismaa elupaigad nende ümbrusest kaovad. Lähestikku asudes moodustuvad erinevate omadustega ja eri tüüpi veekogudest klastrid, mis puhverdavad varieeruvaid keskkonnaolusid ning on olulised kahepaiksete elujõuliste metapopulatsioonide säilimiseks.

Kokkuvõte

Kahepaiksete sigimispaijade kadumise leevendamiseks on mitmel pool maailmas hävinud elupaiku taastatud või nende asemele uusi rajatud. Ka Eestis on aastatel 2004-2014 taastatud või rajatud üle 400 kahepaiksete sigimisveekogu. Erinevalt mitmetest Euroopa riikidest on Eestis siiski säilinud ka looduslikud veekogud, mida haruldased kahepaiksed sigimiseks kasutavad. See pakub unikaalse võimaluse uurida võrdlevalt looduslikke ja taastatud/rajatud veekogusid, nende omadusi ja kasutust kahepaiksete sigimispaiadena. Käesoleva uuringu eesmärgiks oli neid kaht veekogutüüpi võrreldes analüüsida kahepaiksete, eriti kahe ohustatud liigi — mudakonna ja harivesiliku — sigimispaiade eelistusi: millised omadused on võtmetähtsusega sigimispaiade valikul ning kas looduslikud ja taastatud/rajatud veekogud erinevad nende tunnuste poolest? Viimaste puhul analüüsiti ka veekogu vanuse mõju kahepaiksete liigirikkusele ning mudakonna ja harivesiliku sigimisele.

Magistritöö andmed koguti 2015. aasta suvel, mil külastati 170 väikeveekogu (85 looduslikku ja 85 spetsiaalselt rajatud/taastatud). Välitööde käigus mõõdeti veekogu parameetreid ning kirjeldati veekogu ümbritseva maastiku omadusi, samuti määrati kahvates kindlaks kahepaiksete liigiline koosseis. Kokku kirjeldati 28 parameetrit. Vaatluste ning kahvapüügi tulemuste põhjal täideti iga veekogu kohta standardiseeritud andmevorm, mida täiendati hiljem Maa-ameti ortofotosid, Eesti Põhikaarti ning TÜ digitaalarhiivi ruumiandmete kalkulaatorit kasutades.

Veekogude tüüpide vahelisest võrdlusest tuli välja, et looduslikud veekogud erinesid rajatud veekogudest 14 tunnuse poolest. Nad olid nt: (1) oluliselt varjulisemad kui taastatud/rajatud veekogud, mis asusid enamasti päikesepaistel; (2) suurepindalisemad; (3) suurema madala vee tsooniga; (4) orgaanilisema põhjasubstraadiga ning (5) rohkema madala (alla 1 m) taimestikuga. Nende ümbruses oli rohkem metsa ning vähem põllumaad ja karjatamist.

Töös leiti, et harivesilik eelistab sigimiseks rajatud või taastatud veekogusid looduslikele veekogudele, samuti oli kahepaiksete liigirikkus rajatud või taastatud veekogudes kõrgem — seda just haruldaste kahepaiksete tõttu. Rajatud või taastatud veekogude liigirikkus tulenes

nii veekogude omadustest (suurem päiksele avatus) kui ka nende paiknemisest sobivamates maastikes (lähiumbruses vähem soiseid alasid).

Põhjust, miks harivesilik eelistas spetsiaalselt rajatud veekogusid looduslikele veekogudele, käesoleva töö andmetest ei selgunud. Samas leiti aga, et harivesiliku sigimist looduslikes ning rajatud veekogudes ennustavad erinevad parimad elupaigamudelid, kuigi kalade puudumine oli mõlemal juhul liigi esinemist piirav tegur. Rajatud/taastatud veekogudest olid eelistatud selgeveelised kaladeta veekogud, mille läheduses leidis teisi harivesilikuga veekogusid. Looduslikes veekogudes osutus harivesiliku sigimispaiaga valikul määravaks veekogu mineraalne põhjasubstraat ning kalade puudumine. Lisaks leiti töös, et harivesiliku jaoks oli oluline konkreetsete taimeperekondade penikeele (*Potamogeton*) ja partheina (*Glyceria*) olemasolu veekogus – nende taimede külge kinnitavad harivesilikud oma munad.

Mudakonna sigimispaiaga valikul ei osutunud veekogu tüüp oluliseks. Mudakonna jaoks olid olulised veekogu ümbritseva maastiku omadused – liivase pinnase olemasolu ning metsa vähesus – ning kalade puudumine veekogus. Liivast pinnast vajab mudakonn kaevumiseks ning maismaaelupaigana eelistab ta enamasti avatud alasid ning tiheda, liikumist takistava alustaimestikuga metsaalasid see liik väldib. Veekogude vanuse mõju uuritud kahepaiksete sigimisele või liigirikkusele töös ei leitud.

Harivesilikust ning kahepaiksete liigirikkusest lähtuvalt võib seega väita, et väikeveekogude rajamine ning taastamine konkreetse liigi vajadusi silmas pidades on end ära tasunud, sest looduslike veekogude tingimused pole haruldastele kahepaikseile (enam) optimaalsed. Samas, ohustatud liike kõrvale jättes ei erinenud nende liigirikkus taastatud/rajatud veekogude omast, mistõttu on nad siiski oluliseks sigimispaiaks piirkonnas laialt levinud liikidele. Looduslike veekogude puhul võib nende kvaliteedi tõstmine nt päikesele avamine (võsaraie) piirkondades, kus ka ümbritseva maastiku tingimused on kahepaiksete jaoks soodsad, muuta need sobivamaks ka ohustatud kahepaikseile. Arvestades kahepaiksete väikest levimisvõimet, võivad rajatud veekogude lähedal asuvad looduslikud veekogud siiski tagada kahepaiksete metapopulatsioonide püsimise. Töös välja tulnud looduslike ja rajatud veekogude omaduste erinevus (nt looduslike veekogude suurem pindala, madala vee

osakaal) võib tähendada, et nad suudaksid pakkuda sigimispaidu muutuvate keskkonnaolude korral.

Summary

Natural ponds and ponds specially constructed for amphibians: their properties and importance for spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), great crested newt (*Triturus cristatus*) and for amphibian species richness

In order to compensate for the current loss and destruction of natural amphibian habitats, large-scale restoration of amphibian breeding ponds has been conducted in several countries. Also in Estonia more than 400 ponds have been constructed or restored for amphibians from 2004 to 2014. The current study aimed at comparing the suitability of two types of ponds for amphibians' breeding: natural ponds and ponds specially created or restored for threatened amphibians. While comparing the two types of ponds in Estonia, amphibian richness and the breeding preferences of two threatened species — common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) and great crested newt (*Triturus cristatus*) — was studied. In addition, the influence of the age of restored ponds on amphibian richness as well as on the breeding success of spadefoot toad and great crested newt was studied.

The data of the master thesis was gathered in the summer of 2015. 170 ponds were visited within the range of spadefoot toad and great crested newt in Estonia (85 of them were natural and 85 specially dug). During the fieldwork the characteristics of the pond were measured and the surrounding area was described. On the basis of the observations and dipnetting results, a standardised data form was filled in. The data were later supplemented on the basis of the orthophotos of Estonian Land Board, Estonian Basic Map and spatial data calculator of the digital archive of the University of Tartu.

The comparison between the constructed ponds and natural waterbodies revealed that the latter were: (1) much shadier; (2) with bigger area; (3) with a larger zone of shallow water; (4) with organic bottom substrate (5) with more low vegetation (less than 1 m). There were also more forests and less fields and herding in the surroundings of the natural waterbodies.

It was established that the great crested newt prefers to breed in specially constructed waterbodies. Also the species diversity of the created waterbodies was higher due to the preferences of the threatened amphibians. The higher species diversity of the constructed waterbodies depended on their exposition to sunshine, but also on their location in a more suitable landscapes (less boggy areas around them).

The reason, why great crested newts prefer to breed in the specially created ponds was not revealed by the analyses of the current study. The breeding preferences of the great crested newt were explained by different best habitat models for created and natural ponds, although the presence of fish was a restrictive factor in both cases. The great crested newt preferred such fishless constructed waterbodies that had transparent water and had other ponds with conspecifics in their vicinity. The mineral bottom soil and the lack of fish were factors that determined the presence of great crested newt in the natural waterbodies. The presence of two plant families *Potamogeton* and *Glyceria* was of importance for the great crested newt. The newts wrap their eggs to the leaves of those plants.

The type of the waterbody was of no significance for the breeding of the spadefoot toad. The properties of the surrounding landscape that influenced the breeding choices of the species were the presence of sandy soils in the vicinity of the pond as well as landscapes with less forest. The presence of fish was the major limiting factor also for the spadefoot toad. The species prefers open areas as land habitats and avoids forests with thick undergrowth. The presence of sandy soil, which allows for digging is of vital importance for the species.

The influence of the age of the constructed ponds on the breeding preferences of the two threatened amphibians as well as on amphibian species richness was not significant. On the basis of the results concerning great crested newt and amphibian diversity, a conclusion can be drawn that the construction of ponds, while taking into account the special needs of the species, has been successful. Yet, discarding the threatened species, the species richness of the two studied water body types did not differ. Hence they are still important breeding places for threatened amphibians. Raising the quality of natural waterbodies by opening them to sunshine in areas, where also the conditions of the surrounding landscapes are suitable for the amphibians, might improve their role as amphibian breeding places. Given

the small dispersal ability of amphibians, the natural waterbodies that are close to the created ponds could help to maintain the metapopulations of amphibians. The differences of the two types of waterbodies (e.g. the wider area of the natural waterbodies, larger area of shallow zones of water) might indicate that they offer breeding places also in case of changing environmental conditions.

Tänuavaldused

Täna väga oma magistr töö juhendajaid Riinu Rannapit ja Elin Soometsa põhjaliku abi ja nõu eest töö valmimisel. Samuti täna Liina Remmi ja Kalle Remmi abi eest ruumiandmete hankimisel ning Märt Mölsi statistikakonsultatsiooni eest. Aitäh inimestele, kes aitasid välitööl magistr töö jaoks vajalikke andmeid koguda.

Kasutatud kirjandus

- Adrados, L., Rannap, R., Briggs, L. 2010. *Eesti kahepaiksete välimääraja*. Tallinn.
- Arnold, E. 2004. *Euroopa kahepaiksed ja roomajad*. Tallinn.
- Atauri, J.A., de Lucio, J.V. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147–159.
- Beebee, T.J.C. 1985. Geographical variations in breeding activity patterns of the Natterjack toad *Bufo calamita* in Britain. *Journal of Zoology* 205: 1–8.
- Beebee, T.J.C. 1977. Habitats of the British Amphibians (1): Chalk uplands. *Biological Conservation* 12: 279–293.
- Beebee, T.J.C., Griffiths, R.A. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125: 271–285.
- Bellard, C., Genovesi, P., Jeschke, J. 2016. Global patterns in vertebrates threatened by biological invasions. *Proceedings of the National Academy of Science* 283: 20152454.
- Bickler, P.E., Buck, L.T. 2007. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: Life with variable oxygen availability. *Annual Review of Physiology* 69: 145–170.
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P., Weatherby, A. 2005. 15 years of pond assessment in Britain: Results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Ecology: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 693–714.
- Birx-Raybuck, D.A., Price, S.J., Dorcas, M.E. 2010. Pond age and riparian zone proximity influence anuran occupancy of urban retention ponds. *Urban Ecosystems* 13: 181–190.

- Brown, D.J., Street, G.M., Nairn, R.W., Forstner, M.R.J. 2012. A place to call home: Amphibian use of created and restored wetlands. *International Journal of Ecology*, 1–11.
- Bruni, G., Ricciardi, G., Vannini, A. 2016. Effectiveness of artificial amphibian breeding sites against non-native species in a public protected area in Tuscany, Italy. *Conservation Evidence* 13: 12–16.
- Carisio, L., Sacchi, R., Seglie, D., Sindaco, R. 2014. Habitat selection in a fossorial toad *Pelobates fuscus insubricus* (Amphibia : Pelobatidae): Does the soil affect species occurrence ? *Acta Herpetologica* 9: 51–59.
- Chester, E.T., Robson, B.J. 2013. Anthropogenic refuges for freshwater biodiversity: Their ecological characteristics and management. *Biological Conservation* 166: 64–75.
- Cooke, A.S., Frazer, J.F.D. 1976. Characteristics of newt breeding sites. *Journal of Zoology* 178: 223–236.
- Cunningham, J.M., Calhoun, A.J.K., Glanz, W.E. 2007. Pond-Breeding Amphibian Species Richness and Habitat Selection in a Beaver-Modified Landscape. *The Journal of Wildlife Management* 71: 2517–2526.
- Dalbeck, L., Janssen, J., Völsgen, S.L. 2014. Beavers (*Castor fiber*) increase habitat availability, heterogeneity and connectivity for common frogs (*Rana temporaria*). *Amphibia-Reptilia* 35: 321– 329.
- Dalbeck, L., Weinberg, K. 2009. Artificial ponds: A substitute for natural beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? *Hydrobiologia* 630: 49–62.
- Denton, R.C., Richter, S.C. 2013. Amphibian communities in natural and constructed ridge top wetlands with implications for wetland construction. *The Journal of Wildlife Management* 77: 886–896.

- Denoël, M., Ficetola, G.F. 2008. Conservation of newt guilds in an agricultural landscape of Belgium: the importance of aquatic and terrestrial habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 714–728.
- Drayer, A.N., Richter, S.C. 2016. Physical wetland characteristics influence amphibian community composition differently in constructed wetlands and natural wetlands. *Ecological Engineering* 93: 166–174.
- Edgar, P., Bird, D.R. 2006. *Action Plan for the Conservation of the Crested Newt Triturus cristatus Species Complex in Europe*. Council of Europe, Strasbourg.
- Eggert, C., Cogalniceanu, D., Veith, M., Dzukic, G., Taberlet, P. 2006. The declining Spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Pelobatidae): Paleo and recent environmental changes as a major influence on current population structure and status. *Conservation Genetics* 7: 185–195.
- Eggert, C. 2002. Use of fluorescent pigments and implantable transmitters to track a fossorial toad (*Pelobates fuscus*). *Herpetological Journal* 12: 69–74.
- Ficetola, G.F., Rondinini, C., Bonardi, A., Baisero, D., Padoa-Schioppa, E. 2015. Habitat availability for amphibians and extinction threat: A global analysis. *Diversity and Distributions* 21: 302–311.
- Forel, F-A. 1904. *Le Léman. Monographie Limnologique*, vol. 3. Geneva.
- Gamble, D. L., Mitsch, W. J. 2009. Hydroperiods of created and natural vernal pools in central Ohio: A comparison of depth and duration of inundation. *Wetland Ecology Management* 17: 385–95.
- Gilbert, F. S. 1980. The Equilibrium Theory of Island Biogeography: Fact or Fiction? *Journal of Biogeography* 7: 209– 235.
- Gómez-Rodríguez, C., Diaz-Paniagua, C., Serrano, L., Florencio, M., Portheault, A. 2009. Mediterranean temporary ponds as amphibian breeding habitats: The importance of preserving pond networks. *Aquatic Ecology* 43: 1179–1191

- Gustafson, D., Pettersson, C.J., Malmgren, J.C. 2006. Great crested newts (*Triturus cristatus*) as indicators of aquatic plant diversity. *The Herpetological Journal* 16: 347–352.
- Gustafson, D.H., Malmgren, J.C., Mikusinski, G. 2011. Terrestrial habitat predicts use of aquatic habitat for breeding purposes - a study on the great crested newt (*Triturus cristatus*). *Annales Zoologici Fennici* 48: 295–307.
- Hartel, T., Nemes, S., Ollerer, K., Cogalniceanu, D., Moga, C., Arntzen, J.W. 2010. Using connectivity metrics and niche modelling to explore the occurrence of the northern crested newt *Triturus cristatus* (Amphibia, Caudata) in a traditionally managed landscape. *Environmental Conservation* 37: 195–200.
- Hels, T. 2002. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus*. *Ecography* 25: 303–313.
- Hull, A. 1997. The Pond Life Project: a model of conservation and sustainability. In: Boothby, J. (ed.) *British Pond Landscape, Proceedings of the UK Conference of the Pond Life Project*. Liverpool, 101–109.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- Ildos, A.A., Ancona, N. 1994. Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, northern Italy). *Amphibia-Reptilia* 15: 307–316.
- Jehle, R. 2000. The terrestrial summer habitat of radio-tracked great crested newts (*Triturus cristatus*) and marbled newts (*T. marmoratus*). *Herpetological Journal* 10: 137–142.
- Jehle, R., Arntzen, J.W. 2000. Post-breeding migrations of newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. *Journal of Zoology* 251: 297–306.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., Grolet, O. 2001. Habitat matrix effect on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15: 239–248.

- Kadmon, R. A., Allouche, O. 2007. Integrating the effects of area, isolation and habitat heterogeneity on species diversity: A unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist* 170: 443–454.
- Kauri, H. 1947. *Die Verbreitung der Amphibien und Reptilen in Estland. Scripta Societatis Litterarum Esthonicae in Suecia, Ser. A.* Stockholm.
- Kolozsvary, M.B., Holgerson, M.A. 2016. Creating temporary pools as wetland mitigation: How well do they function? *Wetlands* 36: 335–345.
- Kross, C.S., Richter, S.C. 2016. Species interactions in constructed wetlands result in population sinks for wood frogs (*Lithobates sylvaticus*) while benefitting eastern newts (*Notophthalmus viridescens*). *Wetlands* 36: 385– 393.
- Laan, R., Verboom, B. 1990. Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation* 54: 251– 262.
- Langton, T., Beckett, C., Foster, J. 2001. *Great Crested Newt Conservation Handbook.* Froglife, Halesworth.
- Lardner, B. 2000. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos* 88: 169–180
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography.* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Maletzky, A., Kyek, M., Goldschmid, A. 2007. Monitoring status, habitat features and amphibian species richness of Crested newt (*Triturus cristatus* superspecies) ponds at the edge of the species range (Salzburg, Austria). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 43: 107–115.
- Mari, E., Santi, E., Piazzini, S., Renzi, M., Maccherini, S. 2010. Development of biological diversity in farmland ponds. *Journal of Freshwater Ecology* 25: 95–105
- Marsh, D. M., Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40– 49.

- Miaud, C. 1995. Oviposition site selection in three species of European newts (Salamandridae) genus *Triturus*. *Amphibia- Reptilia* 16: 265–272.
- Miaud, C. 1994. Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia: Urodela). *Copeia* 2: 535– 537.
- Miró, A., O'Brien, D., Hall, J., Jehle, R. 2017. Habitat requirements and conservation needs of peripheral populations: the case of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in the Scottish Highlands. *Hydrobiologia* 2792: 169–181.
- Morand, A., Joly, P. 1995. Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French Upper-Rhone floodplain. *Hydrobiologia* 300/301: 249–257.
- Nyström, P., Hansson, J., Månsson, J., Sundstedt, M., Reslow, C., Broström, A. 2007. A documented amphibian decline over 40 years: Possible causes and implications for species recovery. *Biological Conservation* 138: 399–411.
- Nyström, P., Birkedal, L., Dahlberg, C., Brinmark, C. 2002. The declining spadefoot toad *Pelobates fuscus*: Calling site choice and conservation. *Ecography* 25: 488–498.
- Oertli, B., Biggs, J., Céréghino, R., Grillas, P., Joly, P., Lachavanne, J.B. 2005. Aquatic Conservation: Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 535– 540.
- Olson, D.H., Aanensen, D.M., Ronnenberg, K.L., Powell, C.I., Walker, S.F., Bielby, J., Garner, T.W., Weaver, G., Bd Mapping Group, Fisher, M.C. 2013. Mapping the global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the amphibian Chytrid fungus. *PLoS ONE*, 8: e56802.
- Pechmann, J.H.K., Estes, R.A., Scott, D.E., Gibbons, W. J. 2001. Amphibian colonization and use of ponds created for trial mitigation of wetland loss. *Wetlands* 21: 93–111.

- Pellitteri-Rosa, D., Gentili, A., Sacchi, R., Scali, S., Pupin, F., Razzetti, E., Bernini, F., Fasola, M. 2008. Factors affecting repatriation success of the endangered Italian agile frog (*Rana latastei*). *Amphibia Reptilia* 29: 235–244.
- Petranka, J.W., Harp, E.M., Holbrook, C.T., Hamel, J.A. 2007. Long-term persistence of amphibian populations in a restored wetland complex. *Biological Conservation* 138: 371–380.
- Petranka, J.W., Smith, C.K., Scott, A.F. 2004. Identifying the minimal demographic unit for monitoring pond-breeding amphibians. *Ecological Applications* 14: 1065–1078.
- Petranka, J. W., Kennedy, C.A, Murray, S.S. 2003. Response of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: A long-term analysis of community dynamics. *Wetlands* 23: 1030–1042.
- Porej, D., Hetherington, T. E. 2005. Designing wetlands for amphibians: the importance of predatory fish and shallow littoral zones in structuring of amphibian communities. *Wetlands Ecology and Management* 13: 445–455.
- Rannap, R., Briggs, L. 2006. The Characteristics of Great Crested Newt *Triturus cristatus*’ Breeding Ponds. *Project report*. Tallinn.
- Rannap, R., Kaart, T., Iversen L.L., Briggs L., Vries W. 2015. Geographically varying habitat characteristics of a wide-ranging amphibian, the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), in Northern Europe. *Herpetological Conservation and Biology* 10: 904–916.
- Rannap, R., Lõhmus, A., Linnamägi M. 2012. Geographic variation in habitat requirements of two coexisting newt species in Europe. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 58: 69–86.
- Rannap, R., Lõhmus, A., Briggs, L. 2009a. Restoring ponds for amphibians: a success story. *Hydrobiologia* 634: 87–95.

- Rannap, R., Lõhmus, A., Briggs, L. 2009b. Niche position, but not niche breadth, differs in two coexisting amphibians having contrasting trends in Europe. *Diversity and Distributions* 15: 692–700.
- Rannap, R., Lõhmus, A., Jakobson, K. 2007. Consequences of coastal meadow degradation: The case of the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Estonia. *Wetlands* 27: 390–398.
- Rannap, R., Markus, M., Kaart, T. 2013. Habitat use of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Estonia. *Amphibia-Reptilia* 34: 51–62.
- Remm, L., Lõhmus, A., Rannap, R. 2015. Temporary and small water bodies in human-impacted forests: An assessment in Estonia. *Boreal Environmental Research* 20: 603–619.
- Reshetnikov, A.N. 2003. The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish). *Hydrobiologia* 510: 83–90.
- Rouen, K. 2001. Use of the terms ‘ponds’ and ‘pools’. *Freshwater Forum* 17: 4.
- Schiesari, L. 2006. Pond canopy cover: A resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51: 412–423.
- Schmidt, B.R., Pellet, K., Pellet, J. 2005. Relative importance of population processes and habitat characteristics in determining site occupancy of two anurans. *The Journal of Wildlife Management* 69: 884–893.
- Schmidt, B.R., Zumbach, S., Tobler, U., Lippuner, M. 2015. Amphibien brauchen temporäre Gewässer. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 22: 137–150.
- Schmidt, B.R., Van Buskirk, J. 2001. Verhalten, Wachstum und Morphologie von Kammolch-Larven in der An- und Abwesenheit von Libellenlarven. *RANA Sonderheft* 4: 179–191.
- Semlitsch, R.D. 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management* 64: 615–631.

- Semlitsch, R.D., Peterman, W.E., Anderson, T.L., Drake, D.L., Ousterhout, B.H. 2015. Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond-breeding amphibians. *PLoS ONE* 10: e0123055. doi:10.1371/journal.pone.0123055
- Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia* 90: 489–499.
- Sjögren Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology* 75: 1357–67.
- Skei, J.K., Dolmen, D., Rønning, L., Ringsby, T. H. 2006. Habitat use during the aquatic phase of the newts *Triturus vulgaris* (L.) and *T. cristatus* (Laurenti) in central Norway: Proposition for a conservation and monitoring area. *Amphibia-Reptilia* 27: 309–324.
- Skelly, D.K. 2001. Distributions of pond-breeding anurans: An overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47: 313–332.
- Skelly, D.K., Freidenburg, L.K., Kiesecker, J.M. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83: 983–992.
- Skelly, D.K., Werner, E.E., Cortwright, S.A. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326-2337.
- Smith, G.R. 1997. The effects of aeration on amphibian larval growth: an experiment with bullfrog tadpoes. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 24: 63–66.
- Soomets, E., Rannap, R., Lõhmus, A. 2016. Patterns of assemblage structure indicate a broader conservation potential of focal amphibians for pond management. *PLoS ONE* 11: e0160012. doi:10.1371/journal.pone.0160012
- Spencer, M., Blaustein, L., Schwartz, S.S., Cohen, J.E. 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters* 2: 157–166.

- Sztatecsny, M., Jehle, R., Schmidt, B., Arntzen, J.W. 2004. The abundance of premetamorphic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*) as a function of habitat determinants: An a priori model selection approach. *Herpetological Journal* 14: 89–97.
- Stevens, C.E., Paszkowski, C. A., Scrimgeour, G.J. 2006. Older is better: Beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog. *Journal of Wildlife Management* 70: 1360–1371.
- Stevens, C.E., Paszkowski, C.A., Foote, A.L. 2007. Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. *Biological Conservation* 134: 1–13.
- Strijbosch, H. 1979. Habitat selection of amphibians during their aquatic phase. *Oikos* 33: 363–372.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S., Fischman, D.L., Waller, R.W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783–1786.
- Suislepp, K., Rannap, R., Lõhmus, A., 2011. Impacts of artificial drainage on amphibian breeding sites in hemiboreal forests. *Forest Ecology and Management* 262: 1078–1083.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Shwager, M., Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Tobias, M., Romanowsky, T., Larink, O. 2001. Short communication: Effects of the spatial pattern of the habitat on the feeding efficacy for the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 187–190.
- Tockner, K., Schiemer, F., Baumgartner, C., Kum, G., Weigand, E., Zweimüller, I., Ward J.V. 1999. The Danube restoration project: Species diversity patterns across

- connectivity gradients in the floodplain system. *Regulated Rivers: Research and Management* 15: 245–258.
- Urban, M.C. 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology* 85: 2971–2978.
- Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 18: 725–742.
- Van Buskirk, J. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936–1947.
- Vasconcelos, D., Calhoun, A. J. K. 2006. Monitoring created seasonal pools for functional success: A six-year case study of amphibian responses, Sears Island, Maine, USA. *Wetlands* 26: 992–1003.
- Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C., Haddad, C.F.B. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87: 699–707.
- Vehkaoja, M., Nummi, P. 2015. Beaver facilitation in the conservation of boreal anuran communities. *Herpetozoa* 28: 75–87.
- Vuorio, V., Heikkinen, R.K., Tikkanen, O.-P. 2013. Breeding success of the threatened great crested newt in boreal forest ponds. *Annales Zoologici Fennici* 50: 158–169.
- Vuorio, V., Tikkanen, O.P., Mehtätalo, L., Kouki, J. 2015. The effects of forest management on terrestrial habitats of a rare and a common newt species. *European Journal of Forest Research* 134: 377–388.
- Werner, E.E., Glennemeier, K.S. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1: 1–12.
- Werner, E., Skelly, D.K., Relyea, R. A., Yurewicz, K.A. 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Riin Magnus
(sünnikuupäev: 16.03.1982)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

“Looduslikud ja spetsiaalselt kahepaiksetele rajatud väikeveekogud: nende omadused ja olulisus mudakonnale (*Pelobates fuscus*), harivesilikule (*Triturus cristatus*) ning kahepaiksete liigirikkusele”, mille juhendajad on Riinu Rannap ja Elin Soomets

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 20.05.2017